Pn 3835

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 1
Mars 1997

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

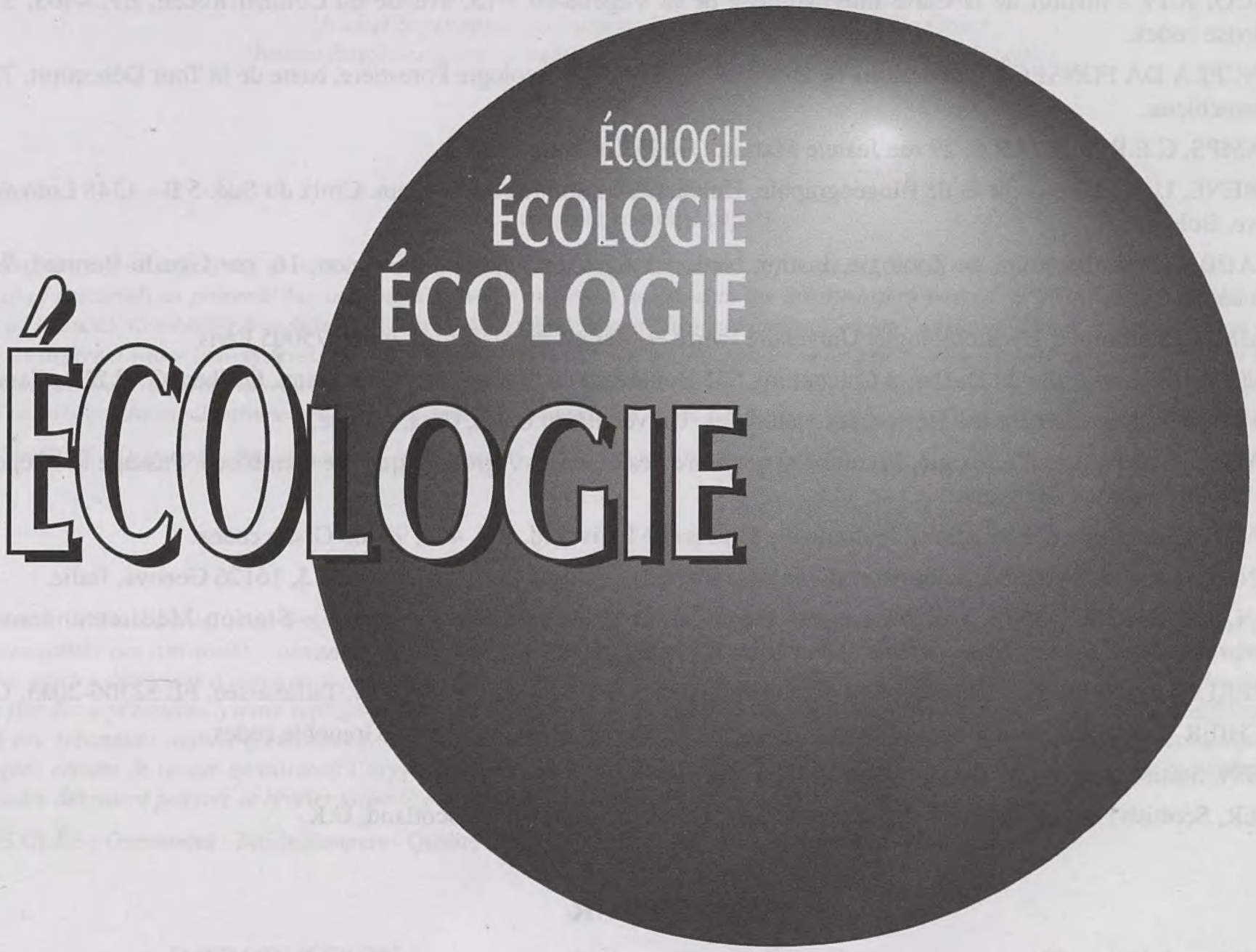
30 MAI 1997

Source : MNHN

Source : MNHN

Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 1
Mars 1997



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum

3 3001 00041572 8

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes Cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, UMR-CNRS 5555, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (1) 1997 : 3-12

ÉVALUATION DE L'UTILISATION DES OSTRACODES COMME BIO-INDICATEURS POTENTIELS DE POLLUTION APPLICATION AUX EAUX DE LA SLACK (BOULONNAIS, FRANCE)*

Bruno MILHAU[1], Nathalie DEKENS[2] et Karl WOUTERS[3]

[1] *Faculté Libre des Sciences, 13, rue de Toul, 59046 Lille CEDEX*
[2] *Institut Supérieur d'Agriculture, 41, rue du Port, 59046 Lille CEDEX*
[3] *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 29 rue Vautier, 1040 Bruxelles*

SUMMARY
(original scientific paper)

ASSESSING THE USE OF OSTRACODS AS POTENTIAL BIO-INDICATORS OF POLLUTION. APPLICATION ON THE SLACK RIVER (BOULONNAIS, FRANCE).
The use of ostracods as potential bio-indicators of water quality is assessed in the South-eastern part of the Slack river basin (Boulonnais, North of France). Combining two different kinds of data, physical and chemical analysis on one hand and diatom informations on the other hand, six different water quality levels can be mapped. Ostracods are represented by seventeen species (against seven recorded so far in the departement); their different associations can be related to the different recognized water quality levels and some species are significantly linked to physico-chemical parameters. This new tool in bio-indication could be interesting when classical methods cannot be applied.

KEY WORDS : Ostracods - Bio-indicators - Water quality - Physical and chemical data - Diatom.

RÉSUMÉ
(travail original)

Cette étude, réalisée sur les eaux de la Slack (Boulonnais, Nord de la France), dans le secteur agricole sud-est du bassin versant, porte sur les potentialités des ostracodes comme bio-indicateurs des eaux courantes. Les données physico-chimiques d'une part, et les informations fournies par les diatomées d'autre part, permettent d'établir une carte où six qualités relatives d'eau sont figurées. Les ostracodes sont représentés par dix sept espèces (contre sept jusqu'ici signalées dans le département) ; leurs associations sont corrélables avec les différentes qualités d'eau reconnues (notion d'indicateurs écologiques) et certaines espèces sont significativement corrélées avec des paramètres physico-chimiques comme la teneur en nitrates, l'oxygène dissous ou les M.E.S. (notion d'espèces indicatrices). Nouvel outil en bio-indication, les ostracodes devraient pouvoir se révéler utiles là où les méthodes classiques ne peuvent être appliquées.

MOTS CLÉS : Ostracodes - Bio-indicateurs - Qualité des eaux - Paramètres physico-chimiques - Diatomées.

INTRODUCTION

L'intérêt des bio-indicateurs des eaux courantes, même si les diverses méthodes proposées de bio-évaluation sont conçues et utilisées de différentes manières (espèces indicatrices, indicateurs typologiques, indicateurs écologiques, indices biotiques, bio-accumulateurs...), n'est plus à démontrer (BLANDIN, 1986), que ce soit comme outil méthodique de caractérisation des écosystèmes et d'appréciation de leurs transformations, comme marqueurs de perturbation, ou comme traceurs de l'évolution de la pollution (causes, effets, suivi, amélioration après traitement).

Les groupes aujourd'hui les plus utilisés sont les macroinvertébrés (IBGN, méthode AFNOR appliquée par la DIREN) et les diatomées (méthodes développées par l'Agence de l'Eau Artois-Picardie et le CEMAGREF). Pour ces dernières et à la suite de nombreux travaux (COSTE, 1974; FABRI, 1987; LECLERCQ, 1989; indices IPS et IDG, Agence de l'Eau Artois-Picardie, 1990; COSTE & AYPHASSORHO, 1991), un nouvel indice, l'indice diatomique pratique national (IDPN), est actuellement au stade

* Manuscrit reçu le 12 décembre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 20 juin 1996.

Source : MNHN

expérimental (PRYGIEL & COSTE) et ne nécessite plus désormais que des applications-tests sur différents cours d'eau pour validation.

Compte tenu des possibilités actuelles de diagnostic de la qualité des eaux courantes, est-il judicieux et utile de disposer de nouveaux bio-indicateurs ? Pour les Agences de l'Eau, la diversification des méthodes de bio-évaluation est une nécessité, afin de permettre aux gestionnaires de l'eau de choisir entre plusieurs méthodes susceptibles de répondre à un problème donné. En effet, le choix d'une méthode appropriée pour obtenir des résultats est lié aux conditions physico-chimiques et écologiques du milieu, tous les groupes biologiques n'étant pas systématiquement représentés, mais tous les groupes présents pouvant apporter leur part d'information.

Alors que les ostracodes sont largement utilisés par les paléontologistes dans les reconstitutions d'environnement (GUERNET & LETHIERS, 1989 ; MILHAU, 1990), leur utilisation comme outil potentiel en bio-indication des eaux courantes est plus récente. Ils sont en effet adaptés à la plupart des milieux aquatiques (BENSON, 1961 ; MILHAU, 1990), y compris les eaux temporaires, interstitielles ou souterraines (DANIELOPOL, 1971 ; WHATLEY, 1983 ; SCHARF, 1988, GUERNET & LETHIERS 1989) et leur carapace calcitique est susceptible d'enregistrer les variations du milieu (BODERGAT, 1983 ; BABINOT *et al.*, 1991), y compris probablement les pollutions, mêmes discrètes et/ou anciennes, car lors des mues, phénomène considéré comme instantané (quelques heures), l'animal puise dans le milieu tous les éléments nécessaires à la reconstitution de sa carapace,

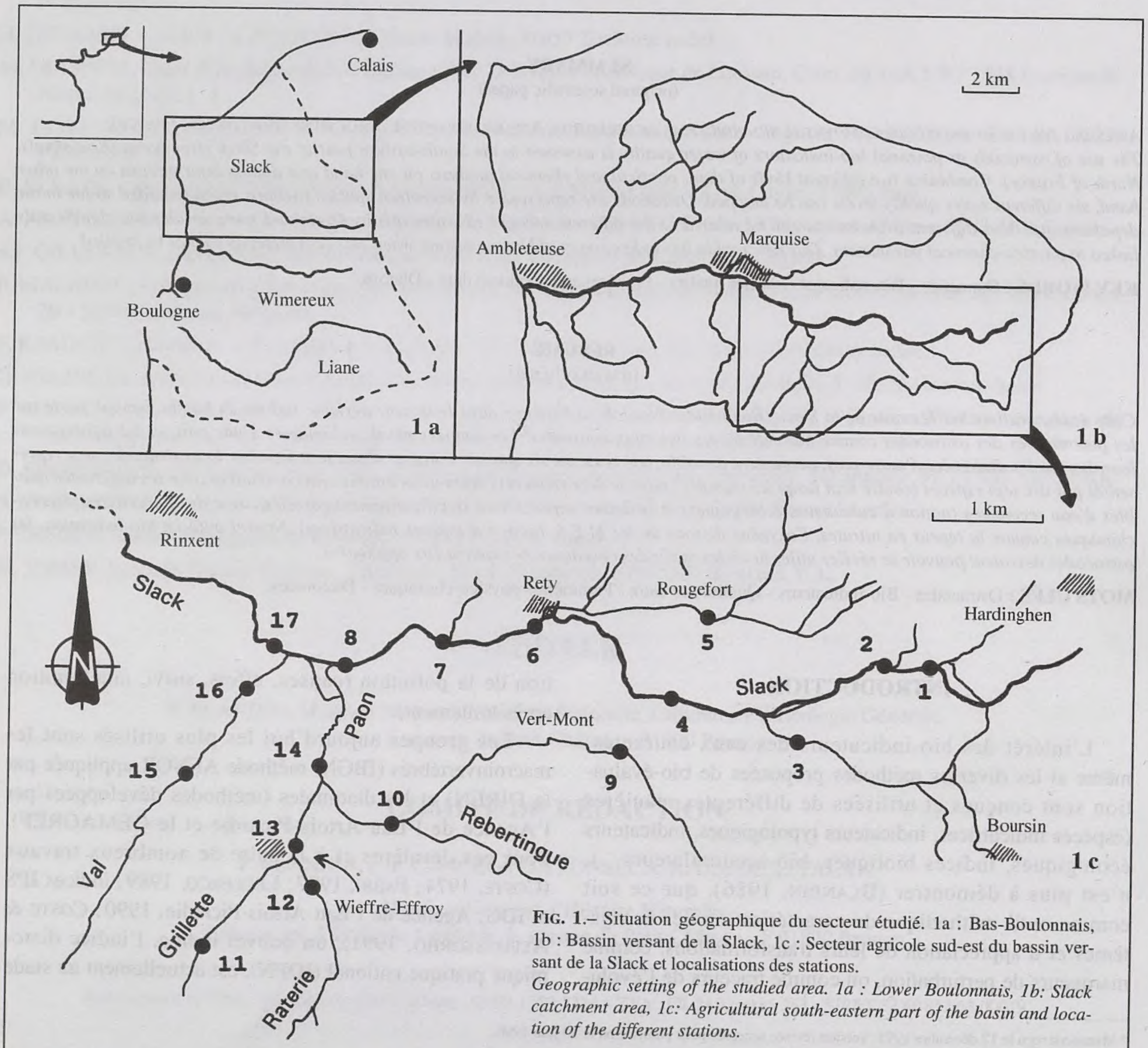


FIG. 1.– Situation géographique du secteur étudié. 1a : Bas-Boulonnais, 1b : Bassin versant de la Slack, 1c : Secteur agricole sud-est du bassin versant de la Slack et localisations des stations.
Geographic setting of the studied area. 1a : Lower Boulonnais, 1b: Slack catchment area, 1c: Agricultural south-eastern part of the basin and location of the different stations.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Caractéristiques physiques des stations étudiées. Colonnes Rives - A : arbustive, AA : arbustive et arborée, C : culture, H : herbacée. Colonne Fond - F : sédiments fins argileux, G : graviers, P : pierres et galets, S : sables, + : sur les bords ou en faciès lentique. Colonne végétation - Al : algues, B : amas de branches, I : végétation immergée, R : racines immergées, T : végétation tombante. *Physical caracteristics of the studied stations.*

STATIONS	COURS D'EAU	COMMUNE	BERGES	RIVE DROITE	RIVE GAUCHE	OMBRAGE	LIT MOUILLÉ (m)	DÉBIT (l/s)	FOND	VÉGÉTATION
1	la Slack	Le Fart (fme)	Pentes douces	H	A	=	3	72	P, G + F	I
2	la Slack	Héronval	Artificielles	Talus	Muret	0	2,5	?	P + F	Al
3	la Slack	Le Crunquelet	Instables	H	A	=	1	20	F qq G	/
4	la Slack	L'Herpont	Abreuvoir	H	H	= +	3	136	G, S + F	I, T
5	de Rougefort	Le Rougefort		C et ronces	A	=	1,6	35	P, G + F	I
6	la Slack	Rety		C, H	C, H	0	3	198	S, F	I
7			Hautes	A	A	+	2,5	?	P	qq herbes
8	la Slack	Ste Godeleine		A A	A A	+	1,5	203	P, G + F	B
9	du Mont Vert		Semi-artificielles	A et ronces	H	=	1	?	G, S qq P	I
10	de la Rebertingue	Le Gadimetz	Pentes douces	A A	H	=	1,5	40	S, F qq P	I, B, Al
11	de la Grillette	La Cabocherie	Encaissées	A A	A A	+ +	1,5	12	P	I, B
12	de la Raterie			H	A A	0	1,5	8	P + F	I
13	de la Grillette	Wierre-Effroy	Semi-artificielles	Muret	A, H	=	1	32	P, G	Al, Al
14	du Paon	Le Paon (fme)	Hautes	A A	A A	+	2,5	69	P, G + F	R, B, Al
15	du Val		Hautes	A A, H	A A, H	= +	0,8	5	F	Al
16	Fossé	Courgain	Assez hautes	H	A A	= -	0,9	21	S, F	T, R, Al
17	la Slack		Très hautes	A	A	=	4	260	P, G	R, Al

sans stockage préalable dans les tissus (TURPEN & ANGEL, 1971). Les travaux sur l'usage des ostracodes en bio-évaluation restent cependant rares, si ce n'est en Angleterre où une banque de données a été créée pour les ostracodes lacustres (HORNE, 1992). L'objet de cette étude préliminaire est d'indiquer ce que peuvent apporter les ostracodes, et dans quelles limites.

Dans le cadre d'une étude générale sur le bassin versant de la Slack (BIERMANT, 1989 (non publié), "*Qualité hydrobiologique des eaux : calcul de deux indices diatomiques*", Mémoire Faculté Libre des Sciences, Lille ; MOSIO, 1989), le département "Environnement et Aménagement" de l'I.S.A. (Institut Supérieur d'Agriculture, Lille) et le laboratoire de Biologie - Unité d'hydrobiologie de la F.L.S. (Faculté Libre des Sciences, Lille) se sont donc intéressés aux potentialités de ces petits crustacés ; l'application a été réalisée dans le petit secteur agricole du sud-est du bassin.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques du site étudié

La Slack est la rivière la plus septentrionale des trois cours d'eau qui drainent le Bas-Boulonnais (FIG. 1a). Le bassin versant (FIG. 1b), d'une superficie de 156 km², comprend de nombreux affluents, dont la rivière du Vert-Mont et le Val sur la rive gauche et le ruisseau de Rougefort sur la rive droite, dans le secteur agricole du sud-est qui a été choisi pour cette étude (FIG. 1c) où aucune industrie ni exploitation majeure n'est à signaler.

Campagnes de prélèvements

Deux repérages ont été effectués en mars et avril 1993 ; les ostracodes semblaient de plus en plus nombreux et apparemment de plus en plus diversifiés. Puisque l'indice diatomique n'est vraiment significatif qu'en mai, la campagne de prélèvement fut décidée pour le mois suivant.

Source : MNHN

STATIONS	TEMPÉRATURE (°C)	PH	OXYGENE DISSOUS (mg/l)	CONDUCTIVITÉ (µS/cm)
1	14,9	8,19	14,2	591
2	19,6	8,24	13,5	575
3	17,2	8,42	10,4	615
4	16,2	8,22	12,3	580
5	18,3	8,00	8,4	768
6	14,4	8,19	9,0	630
7	14,6	8,25	7,3	638
8	14,8	8,24	7,1	639
9	12,7	8,10	12,9	740
10	17,7	8,55	11,7	750
11	12,3	8,21	11	766
12	15,7	8,14	7,6	861
13	15,5	7,80	8,9	768
14	17,3	8,30	10,9	774
15	13,2	8,06	7,4	819
16	14,9	8,36	9,2	767
17	15,7	8,23	9,6	657

TABLEAU II.– Paramètres physico-chimiques mesurés sur le terrain.

Physico-chemical data on the field.

STATIONS	D.C.O.	NH4+	NO3-	NO2-	PO43-	Na+	SO42-	MES	Cl-	Ca+	Mg
1	4	0,13	13,20	0,046	0,10	6,2	11	51	19	108,4	1,0
2	6	0,19	13,64	0,056	0,41	6,2	13	40	21	107,6	1,2
3	4	0,43	8,80	0,063	0,55	12,3	18	34	25	106,8	3,7
4	3	0,12	15,84	0,059	0,19	5,0	12	15	25	96,8	2,4
5	19	2,05	10,12	0,356	1,33	10,1	56	17	29	130,8	3,2
6	7	0,12	17,60	0,053	0,63	4,2	1,8	12	31	106,8	0,5
7	19	0,18	18,92	0,132	0,78	3,9	21	9	26	104,0	5,4
8	6	0,12	16,72	0,099	0,91	3,9	19	12	30	92,8	7,3
9	1	0,09	22,00	0,050	0,36	6,4	36	19	33	130,8	4,4
10	9	0,17	15,84	0,096	1,11	4,8	37	9	33	125,6	6,6
11	0	0,00	19,36	0,046	0,01	4,5	42	40	38	120,0	5,4
12	18	3,48	9,68	0,106	1,53	11,2	26	24	47	137,6	4,2
13	31	0,88	11,00	0,149	0,80	7,3	36	11	43	125,2	4.6
14	18	1,11	11,00	0,195	1,51	6,4	31	10	42	130,0	5,4
15	5	0,17	10,56	0,056	0,46	5,3	47	40	57	131,2	12,0
16	5	0,09	16,72	0,086	0,17	4,2	43	10	49	111,2	14,2
17	4	0,08	15,84	0,079	0,79	4,2	22	13	31	94,8	13,2

TABLEAU III.– Paramètres physico-chimiques mesurés en laboratoire.

Physico-chemical analyses in laboratory.

Caractéristiques physiques des stations étudiées

Les caractéristiques physiques des stations (lit mouillé, nature du fond, vitesse du courant, végétation…) sont présentées dans le tableau I. Ces informations sont nécessaires pour être certain que les différences observées dans l'ostracofaune sont bien liées au facteur pollution.

Mesures physico-chimiques *in situ*

Les mesures habituellement effectuées sur le terrain - température, pH, oxygène dissous, conductivité - ont été réalisées avec du matériel HACH (pH mètre portatif Hach One modèle 43800.00 équipé d'une électrode 44200.21) ou WTW (oxymètre OXI 96 équipé de la sonde EO 96, conductimètre LF 196 avec cellule Tetracon 96). Les résultats sont présentés dans le tableau II.

Prélèvements

Chaque station à fait l'objet d'un triple échantillonnage :

- prélèvement, au milieu du cours d'eau de préférence, d'1 litre d'eau en flacon polyéthylène, pour les analyses chimiques en laboratoire ;
- grattage de différents supports, sur au moins 20 cm², jusqu'à obtention d'environ 20 gr. mis en pilulier, pour l'étude des diatomées ;
- échantillonnage de la faune, dans le maximum de biotopes différents, à l'aide d'un tamis de 125 µ, pour l'étude des ostracodes.

Préparation des échantillons

Après lavage des échantillons sur colonne de tamis, les refus sont triés à la loupe binoculaire ; les ostracodes repérés sont prélevés au moyen d'une pipette pasteur et recueillis dans de petits tubes que l'on remplit d'alcool glycériné. Les déterminations peuvent se faire à la loupe binoculaire sur la carapace (TÉTART, 1982, 1985), mais la systématique est actuellement basée sur leurs appendices ; il est donc nécessaire, pour l'instant, de pro-

Source : MNHN

céder à une dissection, à un montage entre lame et lamelle, puis à une détermination sous microscope. La collection d'ostracodes repose sur un total de trois campagnes, c'est-à-dire sur un nombre total d'échantillons égal à 48 (8+17+17).

Les préparations pour l'étude des diatomées, et leur détermination, ont été réalisées par J. PRYGIEL de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie.

Analyses physico-chimiques

Tous les paramètres physico-chimiques ne peuvent être mesurés en laboratoire. Nous nous sommes volontairement limités, dans cette étude préliminaire, aux paramètres de base présentés dans le tableau III. Toutes les mesures ont été effectuées au Laboratoire d'Hydrobiologie de l'I.S.A.-F.L.S. (DEKENS, 1993 (non publié), "*Les ostracodes comme bio-indicateurs de la qualité des eaux douces*", M.F.E.-I.S.A., Lille) par titrage et spectrophotométrie au DREL 2000 (gamme Hach). Pour des raisons techniques, les DBO n'ont pu être réalisées.

Méthodes d'analyse statistique

Deux logiciels ont été utilisés, STATITCF pour le traitement de base et SPAD.N pour l'analyse factorielle des correspondances multiples.

L'analyse des matrices de corrélations (STATITCF) a permis de mettre en évidence des liens existant entre les différents paramètres ; les résultats ont été considérés significatifs pour un niveau de confiance $\alpha = 5\ \%$. Les liens reconnus entre ostracodes (associations) et ceux reconnus entre ostracodes et paramètres physico-chimiques sont présentés, avec les coefficients de corrélation, dans le tableau VI.

L'analyse des classes (SPAD.N), avec les paramètres physico-chimiques en variables continues actives et les ostracodes en variables nominales illustratives, devait permettre de confirmer, et même de préciser, les résultats trouvés.

DONNÉES PHYSICO-CHIMIQUES

En se reportant à la grille de qualité des eaux élaborée par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (1992), on constate, pour la plupart des stations, une qualité d'eau de classe 1 (tout usage, y compris eau potable par traitement normal), sauf pour quelques unes d'entre-elles (TAB. IV), où une moindre qualité est trouvée pour les paramètres comme NH_4^+ et PO_4^{3-} (TAB. III) ; les teneurs en phosphate peuvent s'expliquer par le fait que l'on se trouve en région purement agricole, tandis que les teneurs en ammoniac résultent probablement des rejets des animaux qui pâturent au bord de la rivière. La teneur importante en nitrite de la station 5 n'est pas expliquée.

INFORMATIONS FOURNIES PAR LES DIATOMÉES

Il ressort des déterminations de J. PRYGIEL que *Navicula lanceolata* est l'espèce dominante dans tous les prélèvements, en association avec une majorité d'espèces calcicoles indicatrices d'une qualité relativement bonne.

Il est curieux de constater que les diatomées ne semblent pas indiquer de pollution notable apparente pour les stations 5, 10 et 12, alors que certains résultats physico-chimiques plaçaient leurs eaux en classe 3.

Le tableau IV reprend les résultats obtenus à partir des mesures physico-chimiques et des diatomées. Par combinaison des deux types de données, on obtient six

TABLEAU IV.– Qualités de l'eau par station (mai 1993) en fonction des informations fournies par les diatomées et des données physico-chimiques. A : bon, B : bon à moyen, C : moyen-bon, D : moyen-médiocre, E : moyen voire mauvais, 1 : bonne qualité, 2 : qualité moyenne, 3 : mauvaise qualité.

Water quality (may 1993) by means of diatoms and physical-chemical analyses. 1 : good quality, 2 : medium quality, 3 : poor quality. A : good, B : good to medium. C : medium. D : medium to bad. E : bad quality.

N°	DIATOMÉES	PHYSICO-CHIMIE
1	B	1
2	B	1
3	B	1
4	B	1
5	B	3
6	A	1
7	A	1
8	A	1
9	B	1
10	B	3
11	C	1
12	B	3
13	D	2
14	E	3
15	A	1
16	A	1
17	A	1

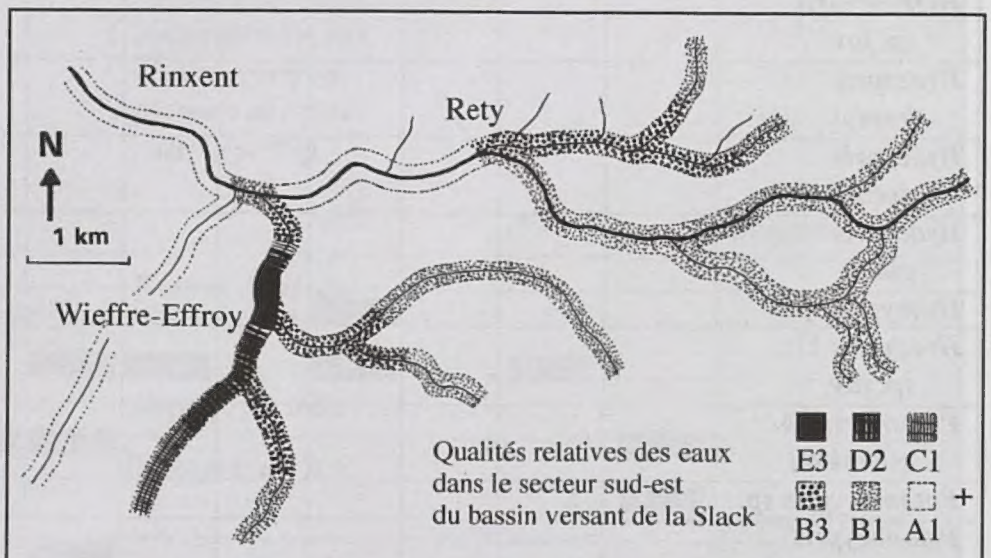


FIG. 2.– Carte des qualités relatives des eaux de la Slack dans le secteur sud-est en mai 1993. Voir légende tableau IV.

Map of relative water qualities along the Slack river in the south-eastern part of the basin in may 1993. For legend see table IV.

Source : MNHN

qualités relatives d'eau qui, si on donne la priorité aux diatomées et non aux mesures physico-chimiques qui peuvent refléter une pollution temporaire non enregistrée par les organismes, s'ordonnent de la façon suivante A1, B1, B3, C1, D2, E3, dont on peut voir la répartition sur la figure 2.

DONNÉES OSTRACODOLOGIQUES

La répartition des ostracodes, par station, en mai 1993, est donnée dans le tableau V; quand l'information était disponible, le nombre d'individus vivants a été précisé. Douze espèces réparties en huit genres ont été identifiées, ainsi que quatre espèces au stade juvénile. Il faut toutefois noter que lors d'un repérage préalable en avril 1993, avaient été trouvées cinq autres espèces (cadre en noir sur le tableau V) : *Eucypris virens* (station 1), *Herpetocypris chevreuxi* (station 14), *Heterocypris incongruens* (stations 1, 11 et 12), *Pseudocandona pratensis* (stations 1, 11 et 12) et *Tonnacypris lutania* (station 1).

Au total dix sept espèces d'ostracodes réparties en dix genres différents ont été recensées, alors que seules sept espèces avaient jusqu'ici été officiellement signalées dans le département (MEISCH *et al.,* 1990). Il s'agit de :

TABLEAU V.– Répartition des ostracodes par station. En gris, présence en mai 1993; en noir, présence uniquement en avril 1993. Le chiffre dans les cases indique le nombre d'individus vivants; la différence entre la somme des individus vivants et le nombre total d'individus donne le nombre de carapaces vides.
Distribution of ostracods. Grey, presence in May; black, presence only in April. Numbers indicate living-ostracodes.

STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Qualité	B 1	B 1	B 1	B 1	B 3	A 1	A 1	A 1	B 1	B 3	C 1	B 3	D 2	E 3	A 1	A 1	A 1
nb. total	12	1	0	7	0	14	6	5	19	30	91	10	0	7	0	3	0
nb. valves	5	1	0	6	0	8	4	5	13	17	43	4	0	4	0	2	0
Candona candida																	
Candona neglecta									5		2	2					
Candona sp. juv.						2			1		9	3					
Cypria ophtalmica	1					1					5	1					
Eucypris sp.																	
Eucypris virens																	
Herpetocypris chevreuxi																	
Herpetocypris sp. juv.										1							
Heterocypris incongruens																	
Heterocypris sp.																	
Heterocypris sp. juv.																	
Ilyocypris bradyi											2						
Ilyocypris decipiens														1			
Ilyocypris gibba											6						
Ilyocypris sp.										1							
Ilyocypris sp. juv.						1				5	2			1			
Potamocypris zschokkei							1										
Potamocypris sp.																	
Prionocypris zenkeri																	
Pseudocandona pratensis	2										1	2					
Tonnacypris lutania																	

Source : MNHN

Candona candida (Müller, 1785),
Candona neglecta Sars, 1887,
Candona sp. juv., probablement *Candona candida*,
Cypria ophtalmica (Jurine, 1820),
Eucypris virens (Jurine, 1820),
Eucypris sp., peut-être une nouvelle espèce, proche de *Eucypris virens*, dont elle diffère par un BD et une ornementation plus marqués,
Herpetocypris chevreuxi (Sars, 1896),
Herpetocypris sp. juv., probablement *Herpetocypris chevreuxi*,
Heterocypris incongruens (Ramdohr, 1808),
Heterocypris sp., espèce non déterminée par manque de matériel,
Heterocypris sp. juv., probablement *Heterocypris incongruens*,
Ilyocypris bradyi Sars, 1890,
Ilyocypris decipiens Masi, 1905,
Ilyocypris gibba (Ramdohr, 1808),
Ilyocypris sp., espèce du groupe *bradyi*, non déterminée pour l'instant,
Ilyocypris sp. juv., probablement *Ilyocypris* sp.,
Potamocypris zschokkei (Kaufmann, 1900),
Potamocypris sp., non déterminée par manque de matériel; peut-être *Potamocypris zschokkei*, mais un peu plus allongée,
Prionocypris zenkeri (Chyzer & Toth, 1858),
Pseudocandona pratensis (Hartwig, 1901),
Tonnacypris lutaria (Koch, 1837).

Nous avons été un peu surpris par le nombre limité de spécimens avec appendices. Néanmoins, nous avons décidé, malgré le risque qui existe, en milieu courant, d'un possible transport des exuvies, ou des carapaces après la mort des animaux, de prendre en compte, dans notre analyse, les carapaces vides et les valves isolées, comme cela se pratique fréquemment en eau stagnante.

Des associations caractéristiques d'ostracodes peuvent être reconnues.

L'analyse statistique par STATITCF révèle des genres significativement liés entre eux :

TABLEAU VI.– Liens statistiques significatifs entre espèces d'ostracodes et paramètres physico-chimiques. Résultats issus de l'analyse des matrices de corrélation obtenues sur STATITCF et SPAD.N pour n = 17, v = 15 et $\alpha = 5$ %.

Statistical relationships between ostracods and physico-chemical data.

ESPECES	COEFFICIENT DE CORRÉLATION en %	ESPECES	PARAMETRES
Candona candida	68,5 % 68,5 % 65,8 %	*Eucypris sp.* *Potamocypris sp.* *Cypria ophtalmica*	
Candona neglecta	68,5 % 68,5 % 59,7 %	*Ilyocypris bradyi* *Ilyocypris gibba*	nitrate
Candona sp. juv.	66,3 %	*Cypria ophtalmica*	
Herpetocypris sp. juv.	68,5 % 68,5 % 68,5 % 56,6 % 49,4 % 49,4 %	*Heterocypris sp. juv.* *Heterocypris sp.* *Ilyocypris decipiens* *Ilyocypris sp.*	pH phosphate
Ilyocypris decipiens	100 %	*Heterocypris sp.*	
Heterocypris sp. juv.	53,1 %		pH
Ilyocypris bradyi	100 %	*Ilyocypris gibba*	
Ilyocypris sp.	50,9 % 52,8 %	*Ilyocypris sp. juv.*	oxygène dissous
Ilyocypris sp. juv.	60 %		nitrate
Potamocypris sp.	54,8 %		mat. en suspension
Potamocypris zschokkei	68,5 %	*Prionocypris zenkeri*	

Source : MNHN

Herpetocypris-Heterocypris à 100 % ;
Candona-Cypria à 58,8 % ;
Potamocypris-Prionocypris à 54 %.

L'analyse du tableau VI, obtenu avec STATITCF en travaillant au niveau des espèces, permet de mettre en évidence 3 associations d'ostracodes :

– une association à *Candona candida, Candona* sp. juv. (probablement *C. candida*), *Cypria ophtalmica, Eucypris* sp., *Potamocypris* sp. (probablement *P. zschokkei*) et *Prionocypris zenkeri* ;

– une association à *Ilyocypris bradyi, Ilyocypris gibba* et *Candona neglecta* ;

– une association à *Herpetocypris* sp. juv. (probablement *H. chevreuxi*), *Heterocypris* sp., *Heterocypris* sp. juv. (probablement *H. incongruens*), *Ilyocypris decipiens*, *Ilyocypris* sp. et *Ilyocypris* sp. juv.

L'analyse en composante multiple avec SPAD.N retrouve les corrélations :

– sur l'axe 3, *Ilyocypris bradyi* et *Ilyocypris gibba* (valeur test 1,6) ;

– sur l'axe 4, *Herpetocypris* sp. juv. (valeur test 3), *Heterocypris* sp. juv. (2,4), *Ilyocypris* sp. (2,3), ainsi que *Ilyocypris decipiens, Ilyocypris* sp. juv. et *Heterocypris* sp. (1,6).

Elle semble en outre montrer que *Candona neglecta* varie à l'opposé de *Potamocypris zschokkei,* tandis que *Prionocypris zenkeri* varie à l'opposé de *Ilyocypris bradyi* et *Ilyocypris gibba.*

OSTRACODES ET QUALITÉ DE L'EAU

La lecture du tableau V révèle qu'on ne trouve pas systématiquement d'ostracodes dans chaque station, du moins en mai 1993 (vitesse du courant ?, nature du fond ?...). En revanche des ostracodes ont pu être récoltés dans différentes stations, et ce quelle que soit la qualité de l'eau.

A l'issu de cette campagne d'échantillonnage, malgré le petit nombre de stations et l'abondance moyenne en ostracodes, quelques pistes de recherche peuvent être dégagées.

1) Les associations reconnues d'ostracodes semblent pouvoir caractériser la qualité de l'eau (TAB. VII). En effet, en comparant les données précédentes (TAB. VI) avec le tableau V, où ont été indiquées les qualités d'eau, on peut alors reconnaître :

a) une association peu diversifiée à *Candona candida* (+ *C.* sp. juv.) et/ou *Potamocypris zschokkei* dans les eaux de bonne qualité, type A1 ;

b) une association plus diversifiée à *Candona candida-Cypria ophtalmica* pour des eaux de type B1 ;

c) une association très diversifiée à *Ilyocypris bradyi, Ilyocypris gibba* et *Candona neglecta* pour des eaux de type B1 à C1 ;

d) une association peu diversifiée à *Ilyocypris* sp (+ *I.* sp. juv.), et *Herpetocypris chevreuxi*, pour des eaux de moins bonne qualité de type B3 à E3.

2) Des liens statistiques significatifs existent entre certains paramètres physico-chimiques et certaines espèces d'ostracodes (TAB. VI) ;

– nitrates avec *Candona neglecta* et/ou *Ilyocypris* sp. juv. (= probablement *Ilyocypris* sp.),

– oxygène dissous avec *Ilyocypris* sp.,

– M.E.S. avec *Potamocypris* sp. (= probablement *P. zschokkei*),

– pH avec *Heterocypris* sp. juv. (= probablement *H. incongruens*) et *Herpetocypris* sp. juv., (= probablement *H. chevreuxi*),

– phosphates avec *Herpetocypris* sp. juv.

TABLEAU VII.– Qualité de l'eau et type de l'association ostracodique, par station. a : association à *Candona-Potamocypris*, b : association à *Candona candida-Cypria ophtalmica*, c : association à *Ilyocypris bradyi-Ilyocypris gibba-Candona neglecta*, d : association à *Ilyocypris-Herpetocypris-Heterocypris.*

Water quality and type of ostracod association.

N°	QUALITÉ	OSTRACODES
1	B 1	b
2	B 1	–
3	B 1	–
4	B 1	?
5	B 3	–
6	A 1	a b
7	A 1	a
8	A 1	a
9	B 1	b c
10	B 3	d
11	C 1	c
12	B 3	c d
13	D 2	–
14	E 3	d
15	A 1	–
16	A 1	a
17	A 1	–

Source : MNHN

CONCLUSION

Cette étude préliminaire des ostracodes d'eau douce, dans le petit secteur agricole du sud-est du bassin versant de la Slack, permet de mettre en évidence les cinq points suivants :

- les mesures physico-chimiques indiquent, en général, une qualité d'eau de classe 1 (bonne), sauf pour quelques stations,
- les diatomées sont dominées par des espèces calcicoles indicatrices d'une qualité générale relativement bonne,
- la confrontation des données physico-chimiques et diatomiques permet l'élaboration d'une carte où figurent six classes relatives de qualité d'eau,
- les populations d'ostracodes sont corrélées avec la qualité de l'eau,
- certaines espèces d'ostracodes sont corrélées avec certains paramètres physico-chimiques comme la teneur en nitrates, l'oxygène dissous, le pH ou les M.E.S.

Ces résultats indiquent que les ostracodes peuvent être utilisés comme bio-indicateurs de la qualité des eaux courantes, à la fois comme indicateurs écologiques, mais aussi comme espèces indicatrices. Ils répondent donc à l'une des fonctions possibles des bio-indicateurs : être des clignotants avertisseurs dans le cadre de la surveillance des écosystèmes (BLANDIN, 1986). De toute évidence ils ne répondent pas, pour l'instant, à une autre fonction possible des bio-indicateurs : être fiable et d'utilisation facile.

En conséquence, et à la suite de ces premiers résultats prometteurs, nos recherches depuis janvier 1995 se sont orientées selon deux axes :

– un suivi de l'évolution des populations d'ostracodes sur une année, en parallèle avec un suivi méthodique de l'évolution des paramètres physico-chimiques, un suivi des valeurs de l'Indice Biologique Général Normalisé (I.B.G.N.) et un suivi des indices diatomiques IPS et IDPN. Un indice biotique ostracodique est à l'étude, prenant en compte la diversité des espèces, les abondances spécifiques, les associations, les espèces saisonnières et les espèces indicatrices : il sera testé sur d'autres cours d'eau;

– une étude sur les caractéristiques morphologiques des carapaces d'ostracodes (TÉTART, 1982, 1985) afin de pouvoir proposer, à moyen terme, une nouvelle clé systématique basée essentiellement sur les valves, ce qui permettrait une détermination rapide des individus, et surtout une approche accessible à tous; un projet d'étude sur la composition chimique des carapaces, en particulier de leur teneur en métaux lourds, est aussi envisagé.

Les ostracodes pourront donc ainsi être considérés comme un nouvel outil en bio-indication. Les exuvies, larguées au cours de la croissance et conservées dans les sédiments, permettront d'évaluer des changements dans le milieu et de dater des pollutions anciennes. Et puisqu'ils sont adaptés à une large variété de milieux aquatiques, leur utilisation devrait pouvoir se révéler particulièrement intéressante là où les méthodes classiques (I.B.G.N., Afnor, 1992; indices diatomiques, I.D.E., Environnement, Étude Inter Agences, 1993), ne peuvent être appliquées (canaux, voies naviguables, eaux stagnantes, eaux temporaires, eaux interstitielles, eaux souterraines, milieu estuarien…)

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Institut Supérieur d'Agriculture (I.S.A.) de Lille de son département "Environnement et Aménagements" pour avoir financé ce projet dans le cadre d'un mémoire de fin d'études, ainsi que le laboratoire de biologie - unité d'hydrobiologie (I.S.A.-F.L.S.) où les analyses ont pu être réalisées.

Nous remercions également D. HORNE (Université de Greenwich, Grande-Bretagne) pour ses encouragements et ses conseils, J. PRYGIEL (Agence de l'eau Artois-Picardie) pour ses informations et la détermination des diatomées, P. BLANDIN pour ses nombreuses suggestions, ainsi que les referees anonymes pour leurs nombreuses remarques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

AFNOR, 1992.– *NF T 90 350, Détermination de l'indice biologique global normalisé (IBGN)*. AFNOR T 95 F, Ecotoxicologie aquatique - Indices biotiques : 9 p.

AGENCE DE L'EAU ARTOIS-PICARDIE, 1990.– Pour en savoir plus sur la mesure de la qualité biologique des cours d'eau du bassin Artois - Picardie : 15 p.

AGENCE DE L'EAU LOIRE - BRETAGNE, 1992.– Description de la qualité des eaux et des cours d'eau : 4 p.

BABINOT, J.F., CARBONEL, P., PEYPOUQUET, J.P., COLIN, J.P. & TAMBAREAU, Y., 1991.– Variations morphologiques et adaptations morphofonctionnelles chez les ostracodes : signification environnementale. *Geobios,* 13 : 135-145.

BENSON, R.H., 1961.– Ecology of Ostracode Assemblages *in* MOORE R.C. (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part Q, Arthropoda 3, Crustacea, *Ostracoda* : 56-63.

BLANDIN, P., 1986.– Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.,* 17 : 215-307.

BODERGAT, A.M., 1983.– Les ostracodes, témoins de leur environnement. *Docum. Lab. Geol. Lyon*, 88 : 1-246.

COSTE, M., 1974.– Études sur la mise au point d'une méthode biologique de détermination de la qualité des eaux en milieu fluvial. *Étude Lab. Hydrobioécologie, C.T.G.R.E.F., Paris* : 1-80.

COSTE, M. & AYPHASSORHO, H., 1991.– *Étude de la qualité des eaux du bassin Artois-Picardie à l'aide des communautés de diatomées benthiques (Application des indices diatomiques)*. Rapport Cemagref Bordeaux - Agence de l'Eau Artois-Picardie: 227 p.

DANIELOPOL, D.L., 1971.– Quelques remarques sur le peuplement ostracodologique des eaux douces souterraines d'Europe. *Bull.*

Source : MNHN

Centre Rech. Pau, SNPA 5 suppl. : 179-190.

FABRI, R., 1987.– Bio-indicateurs et signification des indices diatomiques de qualité des eaux. *Cah. Biol. Mar.*, 28 : 285-289.

GUERNET, C. & LETHIERS, F., 1989.– Ostracodes et recherches des milieux anciens : possibilités et limites. *Bull. Soc. géol. France*, 8 (5): 577-588.

HORNE D.J., 1992.– *Water quality monitoring using freshwater ostracoda in Catalogue of technological apportunities*, Kent County Council and Conseil Regional Nord-Pas de Calais : p. 30.

I.D.E. Environnement, 1993.– Étude bibliographique des méthodes biologiques d'évaluation de la qualité des eaux de surface continentales. *Étude Inter Agences* n° 35. Synthèse bibliographique : I, 17 p.; II, 259 p. Guide méthodologique : III, 73 p.; IV, 276 p.; V, 54 p. Références bibliographiques : 88 p.

LECLERCQ, L., 1989.– Fiabilité de l'estimation du niveau de pollution des eaux courantes par les diatomées. *Cryptogamie, Algal.*, 10 (2) : 87-100.

MEISCH, T., WOUTERS, K. & MARTENS, K., 1990.– Liste annotée des ostracodes non-marins trouvés en France *(Crustacea, Ostracoda). Trav. Sc. Mus. Hist. Nat. Luxembourg*, 15 : 1-62.

MILHAU, B., 1990.– *Les Ostracodes du Bassin de Waitemata (Miocène inférieur) de la région d'Auckland (Nouvelle-Zélande). Systématique, Paléoécologie, Paléogéographie.* Thèse de Doctorat, Université de Lille. 2 vol., 533 p.

MOSIO, D., 1989.– *Le bassin versant de la Slack. Étude préliminaire de l'assainissement de l'agglomération de Marquise-Rinxent.* Diplôme d'Étude Universitaire de Sciences et Techniques, Université des Sciences et Techniques de Lille-Flandres-Artois, Unité de Formation de Calais : 134 p.

SCHARF B.W., 1988.– Living ostracods from the nature reserve "Hördter Rheinaue" (Germany) *in* HANAI, T. *et al.* (Eds), Evolutionary biology of ostracoda. Proceedings of the Ninth International Symposium on Ostracoda, *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, 11 : 501-517.

TETART, J. , 1982.– Description de la carapace des ostracodes d'eau douce en France. I : Famille des Cyprididae et famille des Darwinulidae. *Trav. Lab. Hydrobiol., Université scientifique et médicale, Grenoble* : 125-178.

TETART, J., 1985.– Description de la carapace des ostracodes d'eau douce de France. II : Famille des Cyprididae. *Spixiana*, 8 (2): 171-195.

TURPEN, J.B. & ANGEL, R.W., 1971.– Aspects of molting and calcification in the ostracod Heterocypris. *Biol. Bull.*, 140 : 331-338.

WHATLEY R.C., 1983.– The application of Ostracoda to palaeoenvironnemental analysis *in* MADDOCKS R.F. (Ed.), *Applications of ostracoda. Univ. Houston Geosc.*: 51-77.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The value of bio-indicators has been demonstrated, even though many different methods in bio-evaluation have been proposed (BLANDIN, 1986). The principles of using freshwater macro- or micro- invertebrates in assessment of water quality are well documented. The advantages of diatoms are already known (COSTE, 1974; FABRI, 1987; LECLERCQ, 1989; IPS et IDG, Agence de l'Eau Artois-Picardie, 1990; COSTE & AYPHASSORHO, 1991) and a new French national reference (IDPN, PRYGIEL and COSTE) is now being tested by the Artois-Picardie Water Agency and our laboratory.

For the French Water Agencies, the diversification of bio-evaluation methods is a necessity in order to determine the most appropriate method: all the biological groups are not systematically represented, but all the present groups may contribute to a better knowledge of the ecosystem.

The use of ostracods as bio-monitors is quite new and, as far as we know, has been restricted to lake waters (HORNE, 1992). A database of ostracod ecology and distribution in the English Lake District incorporating water quality data was compiled by HORNE, (1992). Nevertheless, these small crustaceans occupy and are well adapted to a wide variety of aquatic habitats (BENSON, 1961; MILHAU, 1990) river, pond, temporary puddle, intersticial or underground waters (DANIELOPOL, 1971; WHATLEY, 1983; SCHARF, 1988, GUERNET & LETHIERS 1989). Their calcareous shells are likely to record environmental fluctuations (BODERGAT, 1983; BABINOT *et al.*, 1991) including light or past pollutions because, during moulting, they directly take up from the environment all the necessary elements for the reconstuction of the carapaces (TURPEN & ANGEL, 1971).

This work investigates the possibilities of using ostracods as potential bio-indicators of water quality. It was carried out on the Slack river, in the Bas-Boulonnais area, North of France (FIG. 1), as part of a general study of this river basin (BIERMANT, 1989; MOSIO, 1989) in which the Environment and Planning Department (ISA) and the Laboratory of Hydrobiology (FLS) are involved. Seventeen sites were sampled in the South-eastern agricultural part of the basin.

Physical characteristics of the stations are presented in table I and physico-chemical analyses done in the field in table II. Other analyses were undertaken in our laboratory (TAB. III) (DEKENS, 1993). Using the 'Loire-Bretagne Water Agency' physico-chemical water quality scale (1992), it appears that most sites display good quality waters (TAB. IV) with few exceptions (stations 5, 10 and 12), because of NH_4^+ and PO_4^{3-} parameters. Diatoms were identified by J. PRYGIEL of the 'Artois-Picardie Water Agency'. Using the biological water quality scale (1990) of this Agency, most stations also display good water quality (TAB. IV), dominated by *Navicula lanceolata* and an abundance of calcicolous species. Combining these two kinds of data, we can draw a map of the studied area showing the distribution of the six different recognized water quality levels (FIG. 2).

In May 1993, twelve species of ostracods (for height genera) were recorded (TAB. V). But five other species had also been identified from a previous campaign in April 1993: *Eucypris virens* (station 1), *Herpetocypris chevreuxi* (station 14), *Heterocypris incongruens* (stations 1, 11 and 12), *Pseudocandona pratensis* (stations 1, 11 and 12) and *Tonnacypris lutania* (station 1). All in all, seventeen species of ostracods were recorded in that part of the river, while only seven species were known previously in the northern part of France (MEISCH *et al.*, 1990).

Using statistical analyses, four typical associations of ostracods were recognized and correlated with water quality (TAB. VI and VII): a) an association with *Candona candida* (+ *C.* sp. juv.) and/or *Potamocypris zschokkei* in good quality waters; b) a *Candona candida-Cypria ophtalmica* association in B1-type waters; c) an association with *Ilyocypris bradyi*, *Ilyocypris gibba* and *Candona neglecta* in B1-to C1-type waters; d) an association with *Ilyocypris* sp (+ *I.* sp. juv.), and *Herpetocypris chevreuxi*, in more polluted waters (B3 to E3 type). Several significative links appeared between species and physico-chemical parameters (TAB. VI): *Candona candida* with nitrates, *Ilyocypris* sp. with dissolved oxygen, *Potamocypris* sp. with turbidity, *Herpetocypris* sp. with phosphates (statistical softwares STATITCF and SPAD.N).

These initial results are promising and suggest that ostracods can be used as bio-indicators. More studies are in progress in order to meet the expectations of the current I.D.E. "Environment, Inter French Study" (1993) programme. Since January 1995, both the number of species and the number of stations are being increased and periodic physico-chemical analyses and surveys of diatom, macroinvertebrate (French IBGN, AFNOR, 1992) and ostracod populations are undertaken throughout the year. A biotic index using ostracods will be proposed and will shortly be tested in other rivers. The morphology of ostracod shells will be studied (as TÉTART did in 1982 and 1985) in order to establish a new easy to use key of determination based on shells rather than on appendages. Chemical composition and trace-element chemistry of carapaces will also be studied, which could reveal particular types of pollution. Ostracods will then be available as a new tool in bio-indication, particularly interesting when current methods cannot be applied.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (1) 1997 : 13-21

QUAND LES ANNUELLES BLOQUENT LA SUCCESSION POSTCULTURALE... EXPÉRIMENTATION SUR *ANDROPOGON GAYANUS* EN SAVANE SOUDANIENNE (BONDOUKUY, BURKINA FASO)*

Anne FOURNIER[1] & Saïbou NIGNAN[2]

[1]*Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), Laboratoire d'écologie végétale, 01 BP 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.*
[2]*Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), laboratoire d'écologie végétale, 01 BP 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso*

SUMMARY
(original scientific paper)

WHEN ANNUAL HERBS INTERRUPT OLD FIELD SUCCESSION... EXPERIMENTATION ON ANDROPOGON GAYANUS *IN SUDANESE SAVANNA*

Andropogon gayanus *is a perennial grass species usually dominant after ten years in the old field vegetation of Sudanese environments. In regions where human influence is high, however it is sometimes absent from fields which have been abandoned for many years ; the succession seems to stop at the stage of annuals. A sowing experiment was conducted in two old field sites where the species was not spontaneously established in order to better understand the reasons of its absence. The experiment tested the effects of grazing (fenced plots) and of competition (weeded plots). It showed that the species could develop on both sites and that the conditions of its fundamental niche were therefore available. The main factor determining the absence of the species was clearly the better competitive ability of annuals ; grazing and chemical composition of the soil however were also involved.*

KEY WORDS : Perennial herbs - Old field- *Andropogon gayanus* - Bondoukuy - Sudanese savanna - Secondary succession.

RÉSUMÉ
(travail original)

Andropogon gayanus *est une graminée pérenne qui domine habituellement la végétation herbacée des jachères en zone soudanienne au bout d'une dizaine d'années. Dans les régions à forte emprise humaine, elle est cependant parfois absente dans certaines jachères de cet âge ; la succession semble se bloquer au stade des annuelles. Une expérience de semis dans deux jachères âgées où l'espèce ne s'était pas installée spontanément a été mise en place pour préciser les causes de cette absence. L'expérience croise les effets du pâturage (protection par un grillage) et de l'élimination des compétiteurs potentiels (désherbage). L'expérimentation montre que l'espèce est capable de s'implanter dans les deux sites et que les conditions de sa niche fondamentale y sont donc réunies. Le déterminant principal de son absence est visiblement la meilleure aptitude compétitive des annuelles ; le pâturage et la richesse chimique du sol jouent cependant un rôle secondaire.*

MOTS CLÉS : Pérennes - Jachères - *Andropogon gayanus* - Bondoukuy - Savane soudanienne - Succession secondaire.

INTRODUCTION

Les successions secondaires ont souvent été décrites, surtout en région tempérée (GRIME, 1979 ; HORN, 1974 ; KEEVER, 1950...) ; les différents types biologiques apparaissent toujours dans le même ordre : herbes annuelles, herbes pérennes, buissons et arbres. Le remplacement des espèces les unes par les autres, notamment des herbes annuelles par les pérennes, est généralement expliqué par des phénomènes de compétition et de dominance liés à la transformation du milieu par les plantes elles-mêmes (voir CONNELL & SLATYER, 1977 ; GRIME, 1987). On évoque souvent la tolérance plus élevée à l'ombrage ou à une faible quantité de nutriments chez les espèces pérennes (par exemple HUSTON, 1994). Il est probable qu'une transformation des caractéristiques texturales et chimiques du sol par les espèces au cours des successions postculturales se fait également.

* Manuscrit reçu le 5 janvier 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 10 juillet 1996.

Source : MNHN

Dans les savanes soudaniennes d'Afrique de l'Ouest, les successions postculturales se conforment bien à ce schéma (ZOUNGRANA, 1991 ; 1993 ; OUADBA, 1993 ; DIATTA & MATTY, 1993 ; YOSSI & DEMBÉLÉ, 1993 ; GUELLY, 1993). Après les plantes adventices des cultures (surtout des annuelles à cycle court) viennent d'autres espèces (en majorité des graminées, elles aussi annuelles et à cycle court), puis des pérennes (également en majorité des graminées) et enfin des ligneux. Le couvert ligneux reste cependant plus réduit que dans la plupart des milieux tempérés à cause du passage régulier des feux, qui est une caractéristique fonctionnelle de ces écosystèmes. Ce schéma convient bien pour décrire globalement l'évolution de la végétation dans la région de Bondoukuy à l'ouest du Burkina Faso (DEVINEAU & FOURNIER, 1992).

Andropogon gayanus KUNTH est une graminée pérenne commune de la succession postculturale en zone soudanienne. Elle semble pouvoir s'implanter dès la troisième année d'abandon cultural (CÉSAR, 1992, en Côte-d'Ivoire ; HIEN & YONI, 1995, comm. pers. pour le Burkina Faso). On considère qu'elle domine la flore des jachères au bout d'une dizaine d'années (CÉSAR, 1992 ; ZOUNGRANA, 1991 ; ZOUNGRANA *et al.,* 1994 ; YONI, 1995). D'autres espèces typiques du pyroclimax[1] notamment *Andropogon chinensis* (NEES) Merr. et *Schizachyrium sanguineum* (RETZ.) Alston- la remplacent au bout d'une vingtaine d'années (OUÉDRAOGO, 1993).

Nous avons fréquemment observé à Bondoukuy l'absence de *Andropogon gayanus* dans des jachères pourtant âgées. Quelques pieds isolés, épargnés lors du défrichement du champ, peuvent se maintenir, mais l'espèce n'a pas recolonisé le milieu après de nombreuses années. La succession semble ainsi se bloquer au stade des graminées annuelles (DEVINEAU & FOURNIER, 1992). Une telle situation est typique des milieux fortement anthropisés de la région soudanienne, alors que la succession semble se dérouler "normalement" dans les milieux moins perturbés. Les déterminants d'un tel blocage ne sont pas connus.

On peut s'interroger sur la raison de cette absence de régénération de l'espèce. Plusieurs hypothèses non exclusives peuvent être émises. La première est que, pour des raisons à déterminer, les sites considérés n'offrent pas les conditions correspondant à la "niche fondamentale" de l'espèce. Rappelons que la niche fondamentale peut être définie comme le domaine de tolérance de l'espèce vis-à-vis des principaux facteurs abiotiques du milieu (HUTCHINSON, 1957) ; il s'agit donc d'une notion liée à l'optimum physiologique (en l'absence de compétiteurs). Dans ce cas, c'est surtout aux conditions édaphiques que l'on peut penser (pauvreté chimique, structure défavorable). Une autre explication est que l'espèce rencontre des conditions compatibles avec sa niche fondamentale, mais qu'elle est éliminée par des interférences biotiques. Des consommateurs peuvent détruire les plantules. Ce peuvent également être d'autres espèces, mieux adaptées aux conditions du milieu, qui accaparent les ressources. Une dernière possibilité est que, pour diverses raisons, les diaspores soient absentes du milieu. Les quelques données disponibles pour les savanes montrent qu'il n'existe pas de réserve de semences de graminées pérennes dans le sol (SILVA & ATAROFF, 1985 ; FOURNIER, 1991). Toutes les touffes qui s'implantent dans les jeunes jachères proviennent donc nécessairement de graines nouvellement arrivées dans le milieu. L'absence d'implantation de l'espèce dans certaines jachères âgées pourrait donc simplement être due au fait que les diaspores ne parviennent pas dans ces sites ou que leur flux est insuffisant pour permettre des implantations réussies (et donc la recolonisation).

La présente expérimentation a pour but de déterminer si l'implantation de *Andropogon gayanus* est ou non possible -et sous quelles conditions- dans des sites où un blocage semble s'être produit. L'espèce est semée dans deux sites de jachère âgées où elle ne s'est pas implantée naturellement. Le protocole inclut deux traitements : la protection contre les consommateurs et l'élimination de la compétition avec les autres espèces. Si l'implantation réussit, on peut conclure que les conditions de la niche fondamentale sont réunies dans le site. Si l'implantation ne réussit pas, la conclusion est moins certaine, des vérifications seront nécessaires pour conclure. Si l'implantation ne réussit qu'en l'absence de compétiteurs, on peut admettre que la compétition peut expliquer l'absence de l'espèce. Dans le cas où ces deux premières explications seraient à écarter, c'est la dernière hypothèse (relative au flux des diaspores) qui doit être retenue. Une telle expérimentation très simple donne les premiers éléments de réponse sur la validité des diverses hypothèses, elle permet d'orienter des travaux complémentaires ultérieurs plus détaillés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les semences de *Andropogon gayanus* KUNTH ont été récoltées l'année précédente (1993) à Bondoukuy sur l'un des sites expérimentaux de l'équipe d'écologie de l'Orstom. Elles ont été conservées dans des sacs de toile dans un local bien aéré. Pour permettre d'établir un protocole de terrain adéquat (effectif de semences à mettre en place) des essais de germination ont été faits au labora-

[1] Pyroclimax : état d'une communauté végétale qui a atteint un stade d'équilibre durable avec les facteurs climatiques et édaphiques du milieu et dont l'existence est subordonnée à l'action répétée du feu.

Source : MNHN

toire. Ils montrent que, sans traitement, les semences ont des capacités germinatives de l'ordre de 10 %. Le comportement germinatif des semences en place sur le terrain, qui n'est pas connu, n'est pas étudié ici.

SITES EXPÉRIMENTAUX

L'expérimentation a été réalisée dans la région de Bondoukuy à l'ouest du Burkina Faso. Le sous-sol de la région est gréseux ; la végétation naturelle correspond à la limite entre la "forêt claire indifférenciée soudanienne" au nord et la "forêt claire soudanienne à Isoberlinia doka" de WHITE (1986). Dans cette région très anthropisée, ce sont cependant des espaces cultivés sous parc arboré à *Butyrospermum paradoxum* et des jachères de différents âges qui dominent. La structure de la végétation est en mosaïque, avec une forte variabilité entre les éléments ; les nombreux faciès correspondent aux divers stades de reconstitution dans la succession postculturale sur différents sols. La dégradation pastorale et les prélèvements par les populations, d'intensité très variable dans l'espace et dans le temps, induisent une forte variabilité dans le déroulement des successions postculturales ; celles-ci sont ainsi difficiles à décrire en termes simples et généraux (DEVINEAU & FOURNIER, 1992, YONI, 1995, HIEN 1996).

L'expérimentation a porté sur deux jachères représentatives de la région. La première, sur un sol argileux hydromorphe, est typique de l'une des deux grandes unités de paysage de Bondoukuy, le "bas-glacis" (voir FOURNIER, 1994). La parcelle avait été cultivée pendant une dizaine d'années en petit mil, maïs, coton et sorgho, puis abandonnée à cause du parasite *Striga hermontheca*. Au moment de l'expérimentation, cet abandon datait de onze ans, la jachère présentait un couvert très dense d'herbes annuelles, principalement les graminées *Andropogon pseudapricus* STAPF et *Loudetia togoensis* (PILG.) HUBB[2]. La première espèce, très commune en zone soudanienne du Burkina Faso, s'y rencontre habituellement en plages denses dans les petites dépressions, ou disséminée sur les sols pauvres (LEBRUN *et al.*, 1991). La deuxième passe pour liée aux sols gravillonnaires en profondeur dans la zone sahélo-soudanienne du Burkina Faso (LEBRUN *et al.*, 1991). La seconde jachère, sur un sol sableux, est typique de l'autre unité de paysage de la région de Bondoukuy, le "plateau" (voir FOURNIER, 1994). Cette parcelle, dont ce n'était pas la première mise en culture, avait été utilisée au cours du dernier cycle cultural (de durée non connue) pour produire du petit mil, du coton et des pois de terre. Son abandon était dû à une baisse de rendement. Au moment de l'expérimentation l'abandon datait de sept ans, la végétation était bien moins dense que celle de la première jachère, avec une flore plus diversifiée d'annuelles dominée par *Loudetia hordeiformis* suivie de *Spermacoce stachydea* DC. (Rubiaceae)[3]. Au Burkina Faso la première espèce est caractéristique des sables et des zones perturbées, la seconde des sables et des zones très pâturées (LEBRUN *et al.*, 1991). Les deux sites sont distants entre eux de vingt kilomètres environ.

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET PÉRIODE DES OBSERVATIONS

Le dispositif expérimental se compose de quatre parcelles de neuf mètres carrés dans chaque site. Deux traitements sont croisés : la protection contre les troupeaux et l'élimination de la compétition par désherbage. L'expérimentation a débuté le 27 juin 1994, c'est-à-dire pendant la période de la germination et de l'installation des herbacées. Les observations dans les parcelles ont été quotidiennes pendant le premier mois, moins fréquentes ensuite, elles ont couvert une période de cinq mois au total.

PROTECTION CONTRE LE PÂTURAGE ET ÉLIMINATION DE LA COMPÉTITION

Dans chaque site deux parcelles ont été entourées d'un grillage à maille de cinq centimètres, d'une hauteur d'un mètre cinquante. Les deux autres parcelles ont été laissées sans protection. Ce dispositif permet d'écarter le bétail domestique.

Dans chaque site deux parcelles ont été désherbées une unique fois avant le semis. Les herbes ont été arrachées à la main ; le sol n'a pas été perturbé, sinon par un léger grattage très superficiel. Dans les deux autres parcelles, où le couvert originel d'herbes annuelles a été laissé en place, une ou deux espèces étaient nettement dominantes (*Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus* dans la jachère de onze ans, *Spermacoce stachydea* dans celle de sept ans). Le couvert herbacé avant désherbage valait environ 35 % dans la jachère de sept ans et environ 75 % dans la jachère de onze ans. Dans les deux cas ce couvert était constitué uniquement de plantes de moins de 25 centimètres de haut. Une trentaine d'annuelles, caractéristiques des jeunes jachères ou présentes à proximité du site expérimental, se sont ensuite implantées spontanément dans les parcelles désherbées pendant la période d'observation. On peut cependant considérer que leur influence sur l'implantation de la pérenne a été négligeable car leur recouvrement est resté faible durant toute l'expérimentation ; par ailleurs aucune dominance ne s'est dessinée entre ces annuelles.

SEMIS

Les enveloppes des semences de *Andropogon gayanus* ont été conservées pour se rapprocher le plus possible

[2] voir site n° 2 (FOURNIER, 1994).
[3] voir site n° 3 (FOURNIER, 1994).

Source : MNHN

des conditions naturelles. Une sélection à vue des "bonnes graines" (dont les glumes sont généralement noires) a cependant été faite. Le semis a été effectué le même jour dans chacune des quatre parcelles. Des lots de dix graines ont été semés dans cent points distants entre eux de trente centimètres. Les graines ont été déposées sur le sol, puis légèrement recouvertes de terre pour qu'elles ne soient pas emportées par le vent ou les écoulements d'eau (ces derniers sont relativement plus importants dans le site sur sol argileux).

RÉSULTATS

GERMINATION

Les conditions d'humidité du milieu ont été exceptionnellement bonnes pour la région pendant la période d'expérimentation : il y a eu une pluie tous les deux jours environ. L'alimentation hydrique des sols a ainsi été excellente pendant toute la saison des pluies (FIG. 1). Les premières plantules sont apparues dès le troisième jour, la durée de levée s'est étendue sur une semaine.

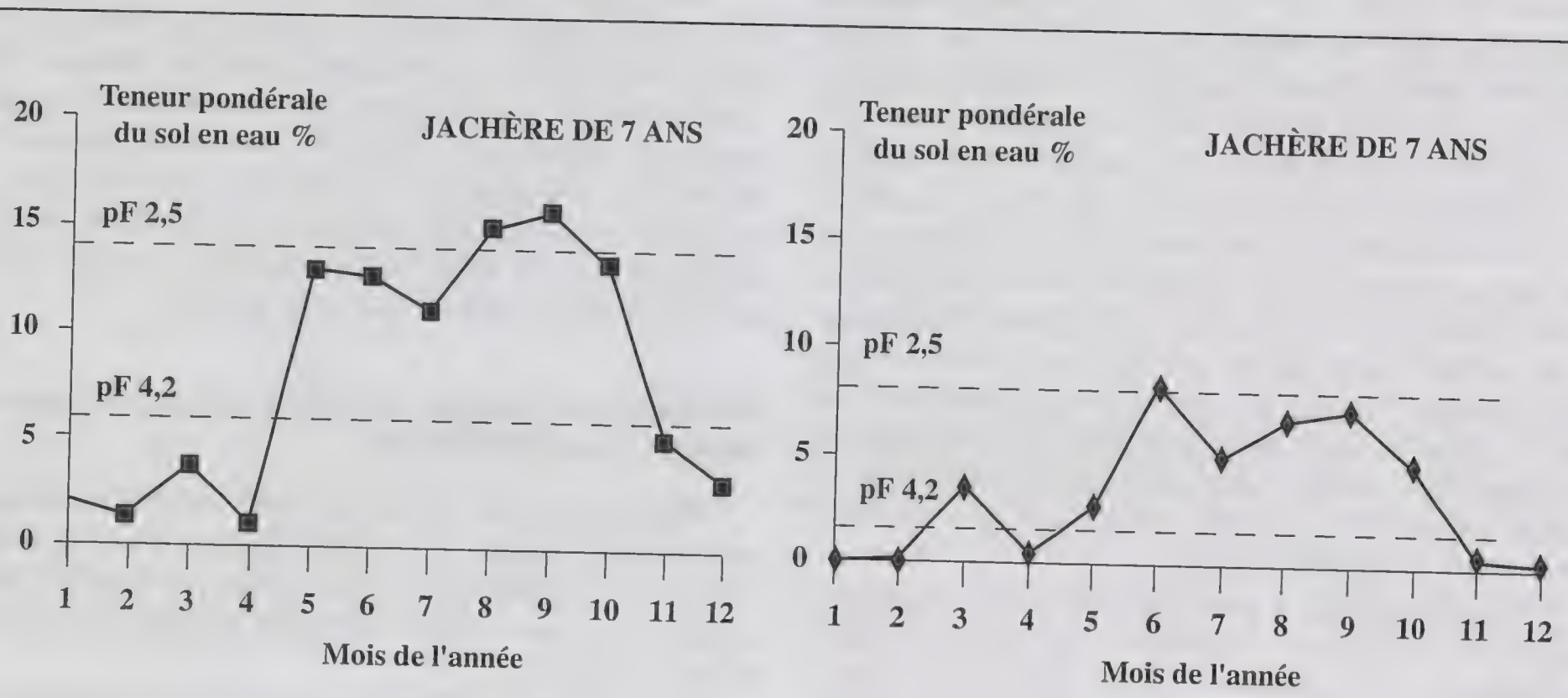


FIG 1.– Variation saisonnière de l'eau du sol dans deux sites de jachère en 1994 (Bondoukuy, Burkina Faso).

Seasonal variations of soil water in two fallow sites in 1994 (Bondoukuy, Burkina Faso).

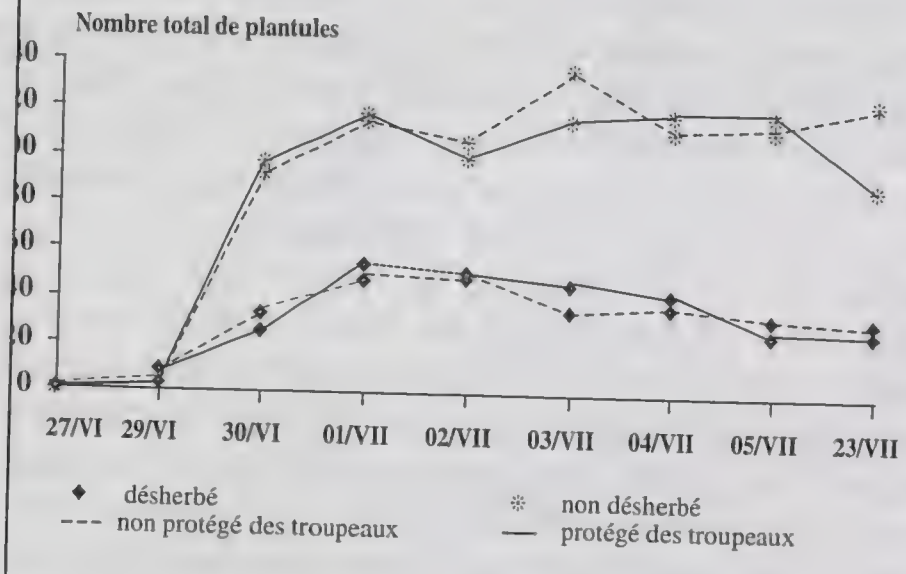


FIG 2.– Évolution des effectifs de plantules de *A. gayanus* issues de 1000 graines pendant le premier mois après semis dans une jachère de sept ans sur sol sableux (Bondoukuy, Burkina Faso).

Evolution of the number of seedlings of A. gayanus *born of 1000 seeds during the first month after the sowing in a seven years old fallow on a sandy soil (Bondoukuy, Burkina Faso).*

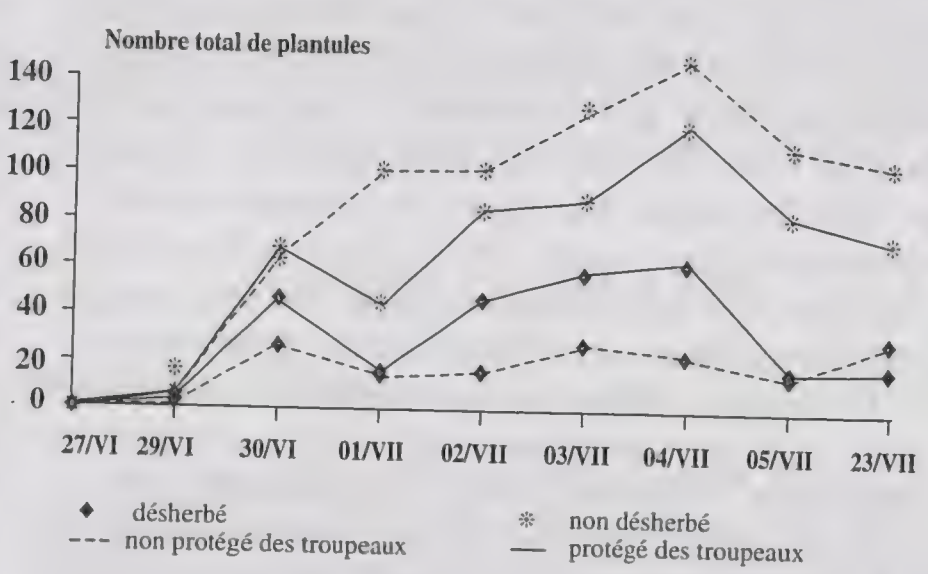


FIG 3.– Évolution des effectifs de plantules issues de 1000 graines pendant le premier mois après semis dans une jachère de onze ans sur sol argileux (Bondoukuy, Burkina Faso).

Evolution of the number of seeding of A. gayanus *born of 1000 seeds during the first month after the sowing in an eleven years old fallow on a clayey soil (Bondoukuy, Burkina Faso).*

Source : MNHN

C'est le taux net de germination qui est évalué ici ; il représente une valeur approchée par défaut du taux réel : toutes les plantules sont en effet gardées en place après germination. Entre deux relevés successifs et en un point donné de semis, certaines d'entre elles peuvent ainsi être mortes et avoir été remplacées par de nouvelles. Le taux net de germination diffère nettement entre les parcelles désherbées et non désherbées : il est trois à sept fois plus élevé sur ces dernières (FIG. 2 et 3). Dans la jachère de sept ans, le taux net de germination diffère peu entre la zone protégée et la zone accessible aux troupeaux (FIG. 2). Dans la jachère de 11 ans, il est légèrement plus élevé dans la partie protégée pour les zones désherbées, mais légèrement plus faible dans la partie protégée pour les zones non désherbées (FIG. 3).

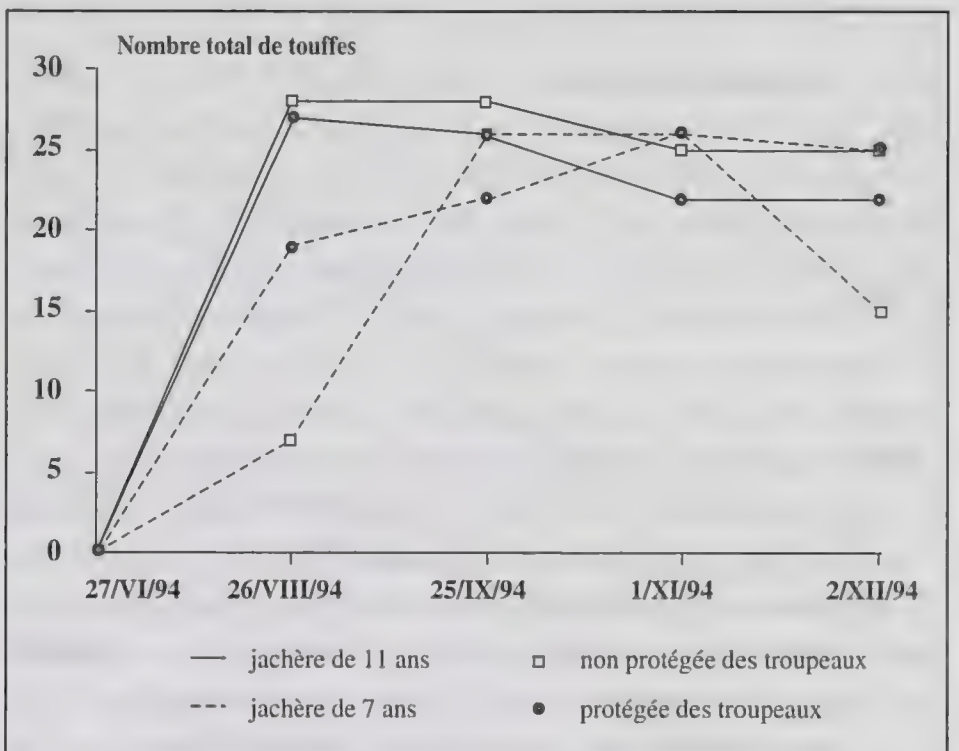


FIG 4.– Evolution de l'effectif des touffes de *Andropogon gayanus* entre deux et cinq mois après le semis de 1000 graines dans deux parcelles désherbées de jachère (Bondoukuy, Burkina Faso).

Evolution of the number of A. gayanus *tufts between two and five months after the sowing of 1000 seeds in two weeded fallows (Bondoukuy, Burkina Faso).*

INSTALLATION DES PLANTULES

Les plantules installées un mois après semis sont peu nombreuses ; elles correspondent seulement à quelques pour cents des semences déposées dans le milieu (TAB. I). Le taux d'installation est légèrement plus élevé dans les parcelles non désherbées que dans les parcelles désherbées et dans la jachère de sept ans sur sable que dans celle de onze ans sur sol argileux.

Le faible taux de réussite de l'installation des plantules est du en partie au faible pouvoir germinatif des semences. Les facteurs climatiques et les consommateurs jouent également un rôle.

Lors de pluies fortes, des plantules sont arrachées ou recouvertes par de la boue. Ce fut le cas en particulier les 1er juillet (18,2 mm) et 3 juillet (93,7 mm) dans la jachère de sept ans, dont le sol est sableux. C'est surtout la pluie du 8 juillet (75 mm) qui a été destructrice dans la jachère de onze ans sur sol argileux. Cette perturbation a eu un effet durable car le 23 juillet on observait encore des plantules recouvertes de sable dans la jachère de sept ans.

Le dispositif de protection (grillage) n'est efficace que contre les consommateurs de grande taille. Des consommateurs de petite taille, qui n'ont pas tous été identifiés, ont détruit une partie des plantules. Des larves de criquet ont été observées en train de s'alimenter dans les parcelles désherbées les 9 et 22 juillet dans la jachère de onze ans, les 5 et 23 juillet sur la jachère de sept ans. Des rongeurs, présents dans ces zones d'après plusieurs observations, ont également pu détruire une partie des plantules.

IMPLANTATION DE L'ESPECE

La réussite de l'implantation de l'espèce est évaluée début décembre, environ cinq mois après le semis. Elle est

TABLEAU I.– Effectif des plantules de *A. gayanus* installées un mois après semis de de 1000 graines dans deux jachères (Bondoukuy, Burkina Faso).

Number of established seedlings of A. gayanus, *one month after the sowing of 1000 seeds in two fallow sites (Bondoukuy, Burkina Faso).*

JACHERE DE 7 ANS SUR SOL SABLEUX		
Protégé des troupeaux	Désherbé 27	Non désherbé 88
Non protégé des troupeaux	Désherbé 31	Non désherbé 124
JACHERE DE 11 ANS SUR SOL ARGILEUX		
Protégé des troupeaux	Désherbé 18	Non désherbé 72
Non protégé des troupeaux	Désherbé 30	Non désherbé 105
Semis le 27 juin 1994, dénombrement le 23 juillet 1994		

TABLEAU II.– Production d'épillets chez des touffes de *Andropogon gayanus*, issues de germinations de l'année dans deux sites de jachère (décembre 1994, Bondoukuy, Burkina Faso). *Spikelets produced by* Andropogon gayanus, *from seedlings of the same year in two fallow sites (December 1994, Bondoukuy, Burkina Faso).*

	Jachère de 11 ans sur sol argileux		Jachère de 7 ans sur sol sableux	
Protection contre les troupeaux	**oui**	**non**	**oui**	**non**
Nombre moyen de tiges florifères par touffe	8,3	6,8	0,7	0
Nombre moyen de racèmes par tige	63,6	59.6	31,8	0
Nombre moyen d'épillets par racème	13,6	9,8	6.8	0
Nombre de touffes	*22*	*25*	*25*	*15*
Nombre total d'épillets produits	**157942**	**99275**	**3775**	**0**

Source : MNHN

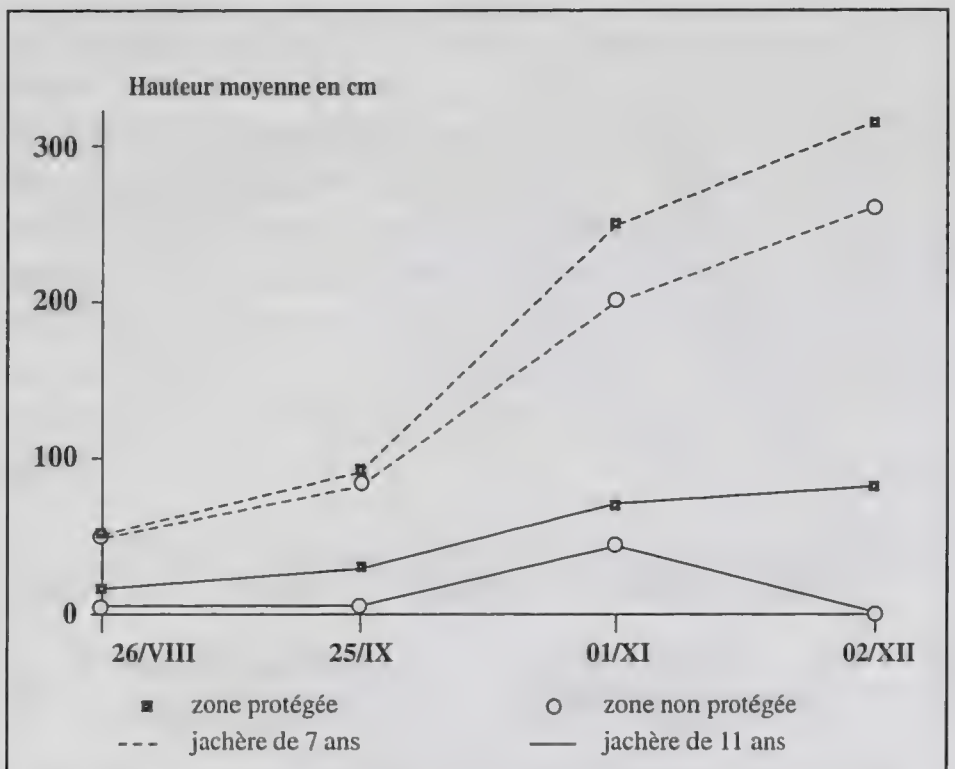


FIG 5.– Evolution de la taille des touffes de *Andropogon gayanus* entre deux et cinq mois après le semis de 1000 graines dans deux parcelles désherbées de jachère (Bondoukuy, Burkina Faso).

Evolution of the height of A. gayanus *tufts between two and five months after the sowing of 1000 seeds in two weeded fallows (Bondoukuy, Burkina Faso).*

calculée comme le nombre de points de semis où au moins une plante a survécu et tallé pour donner une touffe ; elle est exprimée en pourcentage.

L'implantation est nulle dans les parcelles non désherbées et assez faible (moins d'un point sur quatre) dans les parcelles désherbées (FIG. 4). Parmi ces dernières, c'est la parcelle non protégée de la jachère de sept ans qui présente la valeur la plus faible ; les trois autres parcelles peuvent être considérées comme semblables entre elles. Une implantation dans moins d'un point de semis sur quatre correspond à une très bonne réussite puisque le recouvrement de l'espèce atteint environ 80 %.

CROISSANCE DES TOUFFES

La croissance en hauteur des touffes de la population de plantes issue des semis a été suivie du deuxième au cinquième mois après le semis (FIG. 5). La croissance a été très bonne dans la jachère de onze ans sur sol argileux. La taille atteinte a été un peu moindre dans la partie exposée aux troupeaux. La croissance a été bien moins bonne dans la jachère de sept ans sur sol sableux (taille maximale trois fois moindre), en particulier dans la zone exposée aux troupeaux.

PRODUCTION DE DIASPORES

La production de semences des touffes a été évaluée par comptage des tiges florifères par touffe, des racèmes par tige, des épillets par racème (TAB. II). Ces comptages donnent une idée de l'état général des plantes ; ils n'informent pas en revanche sur leur potentiel reproductif réel puisque les graines contenues dans les épillets peuvent être viables ou non.

La production d'épillets a été très bonne dans la jachère de onze ans sur sol argileux. Très abondante dans la partie protégée, elle a été presque deux fois moindre dans la partie accessible aux troupeaux.

La production d'épillets a été bien moins importante dans la jachère de sept ans sur sol sableux. Dans la partie protégée elle a été 50 fois moins élevée que pour la jachère de onze ans. Dans la partie exposée aux troupeaux elle a été nulle.

DISCUSSION

CONDITIONS ÉDAPHIQUES IMPROPRES

L'expérimentation montre que l'implantation et même la reproduction de *A. gayanus* sont possibles sur des parcelles désherbées dans les sites étudiés. Ce ne sont donc pas les caractéristiques physiques ou chimiques du sol en tant que telles qui empêchent le développement de l'espèce ; elles sont au contraire compatibles avec la niche fondamentale de l'espèce.

Leur influence est cependant forte, comme le montre la nette différence entre les deux sites. Le développement est en effet bien meilleur sur la jachère la plus âgée, qui possède aussi un sol argileux plus riche ; le lien entre la texture et la richesse chimique des sols est bien connu (CÉSAR, 1992).

Des expérimentations complémentaires seront nécessaires pour préciser l'influence de ces deux facteurs.

ÉLIMINATION DES PLANTULES PAR DES CONSOMMATEURS

Les consommateurs de petite taille (insectes, rongeurs) ont eu un impact important dans la partie la plus artificielle du dispositif expérimental (parcelles désherbées) ; ils ne parviennent cependant pas à éliminer toutes les plantules. Leur impact paraît en revanche très faible lorsqu'il existe un couvert naturel protecteur d'herbes annuelles (parcelles non désherbées). Il semble donc que leur rôle ne peut donc être considéré comme déterminant dans l'absence de *A. gayanus* dans certaines jachères naturelles âgées.

La consommation par les bovins limite fortement la croissance des plantes déjà en place. Dans notre expérimentation sur de petites parcelles, avec un apport important de semences, elle n'a pourtant pas suffit à empêcher l'implantation de nouvelles touffes. Dans les parcelles désherbées de la jachère de 11 ans l'impact de la consommation est cependant très visible puisque le taux net de germination est plus faible en dehors du grillage. L'interprétation qui peut être proposée est que les jeunes pousses

Source : MNHN

de *A. gayanus* sont reconnues par les bovins et qu'elles sont davantage consommées car mieux visibles (FIG. 3). Une influence favorable du pâturage par affaiblissement des annuelles compétitrices est cependant également suggérée par les résultats dans la partie non désherbée du même site. Le taux net de germination y est en effet légèrement plus élevé dans la partie pâturée (FIG. 3). L'absence de différence entre les sites pâturés et protégés de la jachère de 7 ans met sans doute surtout en évidence l'hétérogénéité de la pression de pâturage dans l'espace et dans le temps. D'après les enquêtes et observations, l'impact des animaux, apparemment faible en début de saison des pluies, est très marqué dans cette même parcelle à partir du mois d'août (FIG. 4).

Dans des conditions moins artificielles le pâturage peut cependant avoir un effet plus négatif sur l'implantation des touffes de *A. gayanus*. C'est ce que montrent des observations dans des parcelles de plus grande taille (0,25 ha) avec un dispositif de mise en défens contre les troupeaux et un apport naturel de semences. Dans la partie soumise au pâturage de ces grandes parcelles, la population de *A. gayanus* ne progresse pratiquement pas, même sur plusieurs années; dans les parcelles protégées, une dynamique de colonisation apparaît en revanche, bien qu'assez faible (FOURNIER, en préparation). Cela montre que la consommation par les troupeaux ne doit pas être écartée comme facteur expliquant l'absence de l'espèce dans certaines jachères âgées. On sait d'ailleurs que la pression de pâturage, très variable d'un point à un autre, peut être localement très intense (KIÉMA, 1992, FOURNIER, 1994).

Au total, parmi les consommateurs, seuls les bovins semblent donc parfois capables d'empêcher l'installation des jeunes plantes de *A. gayanus* dans la région de Bondoukuy.

ÉLIMINATION DES PLANTULES PAR AVANTAGE COMPÉTITIF DES ANNUELLES

Dans la partie non désherbée de notre dispositif expérimental, le couvert d'annuelles a d'abord offert aux jeunes plantules une protection favorable à leur développement. L'ombrage n'a visiblement pas gêné leur croissance. La tendance s'est ensuite inversée assez rapidement quand les jeunes plantes ont commencé à s'alimenter sur le sol et non plus sur les réserves de la graine. Au bout d'un mois les plantules étaient plus nombreuses dans les parcelles désherbées que dans les autres. Au bout de quatre mois les jeunes plantes avaient totalement disparu des parcelles non désherbées. L'échec de l'implantation de l'espèce sur les parcelles non désherbées semble donc dû à des phénomènes d'interférence avec les espèces annuelles dominantes (*Andropogon pseudapricus, Loudetia togoensis, Spermacoce stachydea*). Une ressource commune limitante doit être accaparée par les annuelles.

Il est a priori peu vraisemblable qu'il s'agisse de l'eau, en cette période très bien arrosée. Des mesures d'humidité pondérale sur les deux jachères en 1994 (FIG. 1) ont mis en évidence une bonne alimentation hydrique du sol dans les deux sites. Des expérimentations complémentaires seraient cependant nécessaires pour éliminer définitivement cette hypothèse. On sait en effet que l'aptitude des annuelles à utiliser l'eau est généralement meilleure que celle des pérennes, cela a même été montré avec précision chez quelques graminées de climat méditerranéen (JACKSON & ROY, 1986). La lumière ne paraît a priori pas non plus limitante, car nos résultats montrent que *A. gayanus* supporte bien l'ombrage, au moins en début de croissance. L'hypothèse la plus plausible est donc une limitation par les nutriments, comme le suggère par ailleurs la différence de croissance de *Andropogon gayanus* entre les deux sites.

FLUX DE DIASPORES TROP FAIBLE

Les résultats de notre expérimentation ne permettent pas de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. Plusieurs observations faites par ailleurs dans la région semblent cependant en sa faveur.

Dans les sites en voie de colonisation naturelle, les populations de *A. gayanus* progressent de proche en proche, souvent depuis le pourtour des parcelles vers leur centre. Les semis se localisent dans un rayon de quelques mètres autour des plantes mères, comme si la dispersion des graines ne se faisait que sur de très petites distances. Il est par ailleurs assez clair que la présence de plantes mères aux environs immédiats des parcelles en jachère favorise leur recolonisation plus rapide par *A. gayanus* (YONI, 1995 ; HIEN, 1996). Dans certaines zones très cultivées de la région de Bondoukuy (notamment la zone dite du "bas-glacis") l'espèce est totalement absente sur d'assez vastes superficies, ce qui pourrait expliquer une absence de recolonisation dans certaines vieilles jachères. Il est clair que même lorsque l'espèce est présente dans le milieu, certains facteurs peuvent empêcher sa reproduction. Nos résultats montrent ainsi que la consommation par les bovins peut être localement suffisamment forte pour limiter sévèrement ou même empêcher la production de semences.

L'hypothèse d'un flux de diaspores insuffisant mériterait donc de faire l'objet d'investigations complémentaires.

CONCLUSION

La présente expérimentation montre clairement que les vieilles jachères où la succession est bloquée au stade à herbes annuelles offrent pourtant des conditions de milieu compatibles avec la niche fondamentale de l'herbe pérenne *Andropogon gayanus*. Elle montre également que les annuelles ont un net avantage compétitif dans ces sites,

Source : MNHN

ce qui peut expliquer que la pérenne ne parvient pas à s'implanter. Les résultats indiquent en outre clairement que les contraintes édaphiques (pauvreté chimique, caractéristiques texturales) et le pâturage par les troupeaux limitent dans ces sites la croissance de *A. gayanus* et sa reproduction. Ces facteurs ne semblent toutefois jouer ici qu'un rôle secondaire dans l'absence de l'espèce. L'expérimentation ne permet cependant pas d'écarter entièrement l'hypothèse d'un flux insuffisant de diaspores pour expliquer les phénomènes de blocage observés.

Pour expliquer le blocage de la succession au stade des annuelles dans ces jachères relativement âgées, l'hypothèse la plus vraisemblable semble donc être l'avantage compétitif des espèces annuelles. Ces plantes paraissent capables d'accaparer les ressources (probablement en eau ou en nutriments) au détriment de la pérenne, qui ne parvient pas à s'installer. Il faudrait maintenant pouvoir préciser les mécanismes exacts par lesquels s'exerce la dominance des annuelles dans les milieux étudiés. Cette question difficile (GRIME, 1987, CONNELL, 1990, VAN DER MAAREL, 1996) va de pair avec celle des mécanismes de dominance des pérennes dans les milieux où prend place une succession considérée comme normale (herbes annuelles puis pérennes).

Notons pour terminer que l'absence de l'espèce dans des jachères plus jeunes (moins de 5 ans), où la flore est différente, n'est pas nécessairement due aux mêmes causes. Il n'est pas certain que l'espèce y trouve également des conditions édaphiques compatibles avec sa niche fondamentale.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été soutenu par les programmes SALT "Les savanes à long terme" du PIGB et "Étude, amélioration et gestion de la jachère en Afrique tropicale" de la CEE (FED DG 8).

BIBLIOGRAPHIE

CÉSAR, J., 1992.– *Étude de la production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et de son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère*, IEMVT, Maisons-Alfort, 671 p.

CONNELL, J.H., 1990.– Apparent versus "Real" Competition in Plants. *In* : GRACE, J.B. & TILMAN, G.D. "*Perspectives on Plant Competition*" Academic Press, Inc. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, 9-26

CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist,* 111 : 1119-1145

DEVINEAU, J.L. & FOURNIER, A., 1992.– La flore et la végétation. *In* DEVINEAU, J.L., FOURNIER, A. & KALOGA, B. *Les sols et la végétation de la région de Bondoukuy (sud-ouest burkinabè), présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (SPOT)*. Multigraphié, Ortom Bobo-Dioulasso, Burkina Faso, 28 p.

DIATTA, M. & MATTY, F, 1993.– Dynamique de la végétation ligneuse sur d'anciennes terres de culture sur cuirasse au Sénégal. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest*, Orstom, Colloques et séminaires : 307-318

FOURNIER, A., 1991.– *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient climatique*. ORSTOM, coll. Etudes et thèses, 312 p.

FOURNIER, A., 1994.– Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savane soudanienne pâturée. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso), *Ecologie,* 25(3) : 173-188.

GRIME, J.P., 1979.– *Plant Strategies and Vegetation Processes*, Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 222p.

GRIME, J.P., 1987.– Dominant and subordonate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. *In* : GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & EDWARDS, P.J. (eds) "*Colonization, Succession ans Stability*", Blackwell, Oxford, 413-428.

GUELLY, K.A.,1993.– Les jachères de savane sur le plateau Akposso au sud-ouest du Togo. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest,* Orstom, Colloques et séminaires, 367-374

HIEN, M., 1996.– *La reconstitution postculturale de la végétation en savane soudanienne dans la région de Bondoukuy (Burkina Faso). Les jachères de moins de six ans : flore, persistance des adventices, lien avec le milieu et son utilisation.* Mémoire de DEA en sciences biologiques appliquées, université de Ouagadougou, Faculté des Sciences et Techniques, FAST/Orstom, 94 p.

HORN, H.S., 1974.– The ecology of secondary succession. *Annual. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 25-37

HUSTON, M. A. 1994.– *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, 681 p.

HUTCHINSON, G. E. 1957.– Concluding remarks. In Population studies : Animal Ecology and Demography. Cold Spring Harbor. Long Island Biological Association, New York. *Symposium on Quantitative Biology*, 22 : 415-427.

JACKSON, L.E. & ROY, J., 1986.– Growth patterns of mediterranean annual and perennial grasses under simulated rainfall regimes of southern France and California. *Acta Œcologia, Œcol. Plant.,* 7(21) : 191-212.

KEEVER, C. 1950.– Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs,* 49 : 98-108

KIÉMA, S., 1992.– *Utilisation pastorale des jachères dans la région de Bondoukuy (zone soudanienne, Burkina Faso).* Mémoire de DESS Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zones tropicales, Orstom/Université de Paris XII Val de Marne, 99 p.

LEBRUN, J.P., TOUTAIN, B., GASTON, A. & BOUDET, G., 1991.– *Catalogue des plantes vasculaires du Burkina Faso.* IEMVT, Maisons-Alfort, études et synthèses n° 40 : 341 p.

OUADBA, J.M. 1993.– Note sur les caractéristiques de la végétation ligneuse et herbacée d'une jachère protégée en zone soudanienne dégradée. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires, 331-340.

OUEDRAOGO, M., 1993.– *Ecologie comparée de deux espèces de graminées pérennes,* Andropogon ascinodis *C. B. Cl et* Schizachyrium sanguineum *(Retz) Alston, dans la région de Bondoukuy (Burkina Faso).* Mémoire de diplôme d'ingénieur du développement rural, option élevage. Université de

Source : MNHN

Ouagadougou, Institut du développement rural : 72 p. + annexes

SILVA, J. & ATAROFF, M., 1985.– Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica, Oecol. plant.*, 6 (20), 1, 41-51.

VAN DER MAAREL, E., 1996.– Pattern and processes in the plant community : Fifty years after A.S. WATT. *Journal of Vegetation Science,* 7 : 19-28

WHITE, F. 1986.– *La végétation de l'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XX.* ORSTOM-UNESCO, Carte + mémoire, 344 p

YONI, M., 1995.– *Étude du stade à* Andropogon gayanus *dans la reconstitution de la végétation des jachères soudaniennes à Bondoukuy (ouest du Burkina Faso).* Mémoire de diplôme d'ingénieur du développement rural, option eaux et forêts, Université de Ouagadougou, Institut du développement rural, 91 p + annexes

YOSSI, H. & DEMBÉLÉ, F., 1993.– Dynamique de la végétation postculturale en zone soudanienne au Mali. Evolution de la composition floristique et de la strate ligneuse. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires : 341-350

ZOUNGRANA, I., 1991.– *Recherches sur les aires pâturées du Burkina Faso.* Thèse de doctorat d'état, Sciences naturelles, université de Bordeaux III, 277 p + annexes

ZOUNGRANA, I., 1993.– Les jachères nord-soudaniennes du Burkina Faso. I Diversité stabilité et évolution des communautés végétales, II Analyse de la reconstitution de la végétation herbacée. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires : 351-366

ZOUNGRANA, I., KABORÉ-ZOUNGRANA, C. & SAWADOGO, E., 1994.– Variations saisonnières de la production de matière sèche et de la composition chimique de *Andropogon gayanus* au Burkina Faso. *Fourrages* : 61-74

ENGLISH ABRIDGED VERSION

During secondary succession annual herbs usually come first, followed by perennials, shrubs and finally trees. *Andropogon gayanus* is a perennial grass usually dominant in the old fields of Sudanese savannas after ten years. In Sudanese regions where human influence is high, however, it is sometimes not found at this stage. We thus observed in Bondoukuy that the succession seemed to stop at the stage of annuals.

Several hypotheses can be proposed in explain. The chemical and/or textural conditions of the soil can be inconsistent with the fundamental niche of the species. Herbivores can impede the development of seedlings. Competitive interactions between plants can eliminate seedlings. Lastly, the flux of diaspores can be non-existant or too weak.

A sowing experiment was conducted in two old fields (seven and eleven years old) where the species was not naturally established. The crossed effects of grazing (fenced plots) and competition (weeded plots) were tested. The germination, establishment, growth in height and production of spikelets of *Andropogon gayanus* were studied during about six months.

The conditions of "the fundamental niche" seemed to be realized in both experimental sites; germination, establishment, growth and production of diaspores occurred in the weeded plots of both sites (FIG. 2 to 4). The role of herbivores (mainly bovines) was important but was not sufficient to prevent the establishment and growth of *A. gayanus* in the four unfenced plots. The main factor determining the absence of the species was clearly the better competitive ability of annuals. As the seedlings did apparently not suffer from water shortage (FIG. 1) the competitive interaction is probably linked to soil nutrient availability. However, additional work is still needed to precise which is the main factor involved.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 28 (1) 1997 : 23-44

FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES HUMUS ET DYNAMIQUE DES PESSIERES ALPINES. LE CAS DE LA FORÊT DE MACOT-LA-PLAGNE (SAVOIE)*

Nicolas BERNIER

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Écologie et de Gestion de la Biodiversité, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit-Château . 91800 Brunoy (France)

SUMMARY
(review paper)

HUMUS BIOLOGICAL ORGANIZATION AND ALPINE SPRUCE FOREST DYNAMICS. THE EXAMPLE OF MACOT-LA-PLAGNE FOREST (SAVOIE, FRANCE).
The high plasticity of the humus profile observed in an alpine spruce forest brings a fresh vision of forest ecology. Regeneration takes place in openings with mull humus (built-up by earthworms), but spruce growth imposes conditions which reorganize the humus profile into moder. In this context, ecosystem sustainability is reinforced by the regeneration of mull humus under adult trees. The colonization by the burrowing earthworm species Lumbricus terrrestris *(L.) is delayed near the upper forest limit (accumulation of organic matter). In contrast, humus profiles in the intra-sylvatic heath become thinner at the subalpine level. Thus the upper forest limit a not only a physiological tree limit but is also a resilience limit concerning the entire ecosystem. The issue of the forest/heath antagonism thus depends on both altitude and forest management.*

KEY WORDS : Altitude - Bilberry heathland - Earthworms - Humus - Spruce forest.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

La grande plasticité des profils d'humus d'une pessière alpine apporte une vision renouvelée de l'écologie forestière. La régénération est réalisée dans des clairières à mull (humus dominé par les lombrics) mais la croissance des arbres impose un fonctionnement différent du profil d'humus qui se transforme alors en moder. Dans ces conditions, la stabilité de la forêt est renforcée par la restauration du mull sous les arbres adultes. La colonisation par le ver de terre fouisseur Lumbricus terrestris *(L.) est plus tardive dans les sites proches de la limite supra-forestière (accumulation de matière organique). Conjointement, le profil d'humus de la lande intra-sylvatique devient plus mince à l'étage subalpin. La limite forestière n'est donc pas uniquement une limite physiologique des arbres mais aussi une limite de cohérence de l'ensemble de l'écosystème. L'issue de la confrontation forêt/lande dépend donc très largement des effets conjoints de l'altitude et de la gestion forestière.*

MOTS CLÉS : Altitude - Humus - Ver de terre - Pessière - Lande à myrtille.

INTRODUCTION

Les horizons pédologiques de surface sont au cœur de certaines des fonctions les plus importantes de l'écosystème. Ils sont non seulement le siège des processus de décomposition de la matière organique mais aussi le milieu d'épanouissement du système racinaire des végétaux. Ce milieu est également le siège de nombreuses interactions entre composants de l'écosystème, exprimées notamment par voie biochimique (GALLET, 1992). DARWIN (1881) constata que les premières couches du sol pouvaient être qualifiées tout aussi bien de terreau animal que végétal. MÜLLER (1889), ROMELL (1932), ZACHARIAE (1965) et BAL (1982) ont constaté que la structure des horizons de surface traduisait une intense activité biologique. C'est à cause de cette originalité que le profil d'humus se distingue des horizons plus profonds (BAL, 1970). Le terme humus désignera préférentiellement la

* Manuscrit reçu le 13 février 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 5 septembre 1996.

Source : MNHN

matière organique résultant de la maturation de la litière au sein du profil d'humus et la forme d'humus se référera à un modèle de fonctionnement et d'organisation du profil d'humus (BAL, 1970).

L'étude du compartiment "profil d'humus" était traditionnellement régie par le postulat d'équilibre entre production végétale et processus de décomposition (TOUTAIN, 1981). Ce postulat était implicite ou nécessaire à l'exploration de l'organisation verticale du profil d'humus (KENDRICK & BURGES, 1962, SOMA & SAITO, 1983, PONGE, 1988), ainsi qu'à l'élaboration de bilans ou la mise en évidence de réseaux trophiques (SAITO, 1966, STANDEN, 1978, SCHAEFER, 1990, GOURBIERE, 1982). Cependant quelques cas tels que l'étude d'une pourriture blanche (GOURBIERE, 1983), de relations trophiques entre la microflore et la faune (NEWELL, 1984), ou d'un champignon mycorhizien (DAHLBERG & STENLID, 1994), ont introduit une dimension horizontale au fonctionnement du profil d'humus. Jusqu'alors, l'évolution de ce profil était la plupart du temps conditionnée par celle des horizons pédologiques sous-jacents, notamment dans les études de succession impliquant une échelle de temps considérable (CROCKER & DICKSON, 1957, DUCHAUFOUR, 1968). Ce point de vue s'appuyait sur la subordination des processus d'élaboration du profil d'humus à l'évolution de la matrice minérale. Sans vouloir négliger cette influence, TOUTAIN (1987, a, b) met aussi l'accent sur l'importance de la litière. Les travaux de SARTZ & HUTTINGER (1950), DIMBLEBY (1952) et PAGE (1968, 1974) démontrent l'influence du développement de la végétation sur le profil d'humus, toutes conditions stationnelles égales par ailleurs. Cette nouvelle perception du statut du profil d'humus entre en résonance avec une profonde remise en cause de la notion de stabilité des écosystèmes, notamment forestiers (WATT, 1947, MILES, 1979, MAYER, 1976, OLDEMAN, 1990, SPRUGEL, 1991).

Dans le présent travail a été testée une hypothèse découlant des travaux de DIMBLEBY (1952), OVINGTON & MADGWICK (1957) et MILES (1985), selon laquelle le profil d'humus est variable car en constante interaction avec la biocénose. Cette hypothèse est étayée par la prépondérance au sein des humus de structures générées par les organismes du sol (faune et microflore) à partir de la matière organique produite par la végétation. Il est donc raisonnable de supposer que les propriétés du profil d'humus sont modifiées lorsque le tapis végétal se transforme. L'autre volet de cette hypothèse est que la forme d'humus est susceptible à un niveau ou à un autre d'influencer une certaine biocénose, notamment l'installation d'une nouvelle végétation. L'objectif de ce travail est donc d'étudier la variabilité des profils d'humus dans ses liens éventuels avec la dynamique de la végétation et de la faune du sol. Les modifications de l'écosystème forestier avec l'altitude n'ont aucune raison d'être déterminées uniquement par la végétation comme l'interprétation commune de la limite supra-forestière semble l'affirmer. En effet l'altitude est susceptible de modifier non seulement le développement de certains organismes-clés de l'écosystème, mais aussi leurs interactions. Il est donc probable que la forme d'humus observée à une altitude donnée soit la résultante d'une combinaison originale de ces interactions (LAVELLE, 1987).

LES SITES D'ÉTUDE

Les sites d'étude ont été choisis le long d'un gradient altitudinal avec comme souci l'homogénéité des autres influences stationnelles. La nature du substrat minéral n'est pas le seul élément susceptible d'influencer la structure de l'écosystème forestier. La pente, la présence d'éboulis, le régime hydrique et la composition floristique permettent de distinguer différents types de forêt, même si l'essence dominante reste l'épicéa. Par exemple, la pessière à hautes herbes ou mégaphorbiaie est observée sur des sols en permanence engorgés (LACOSTE, 1984, GENSAC, 1988). Cet écosystème est notamment caractérisé par l'adénostyle (*Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner). La pessière à gros blocs est caractérisée par un sol squelettique formé sur (ou entre) des rochers de grande taille. Ces deux types de pessière ont été écartés au profit des pessières installées sur substrat fin et filtrant. Parmi ces dernières, la composition floristique renseigne sur d'éventuelles perturbations de l'écosystème. Ainsi, par exemple, l'épilobe (*Epilobium angustifolium* L.) exige un niveau d'éclairement au sol important indiquant l'ouverture du peuplement sur une grande surface. De même, la dominance du mélèze indique des parties récemment boisées soit après abandon de pâturage soit recrû naturel après incendie.

Sept sites ont été étudiés dans la forêt communale de Macot-La-Plagne (moyenne vallée de la Tarentaise, Savoie) (FIG. 1). Ils forment un transect altitudinal depuis le début de l'étage montagnard (950 m d'altitude) jusqu'à la limite supraforestière (2200 m d'altitude) (BERNIER, 1995). Ils sont tous situés sur le versant nord de la vallée. Ces sites sont installés sur un colluvium de nature siliceuse. Le substrat est essentiellement constitué de quartzite dans la partie haute du transect et s'enrichit progressivement en grès et en schistes du houiller en bas de pente. Cependant, les propriétés voisines de ces minéraux permettent de minimiser le rôle du substrat minéral dans d'éventuelles modifications de l'écosystème avec l'altitude. Les pessières sur substrat filtrant ont été sélectionnées non seulement parce qu'elles étaient les plus représentatives du boisement de ce versant mais aussi en relation avec les problèmes de régénération forestière qu'elles posent. C'est en particulier le cas des deux stations étudiées par BERNIER *et al.* (1993) (Macot bas et

Source : MNHN

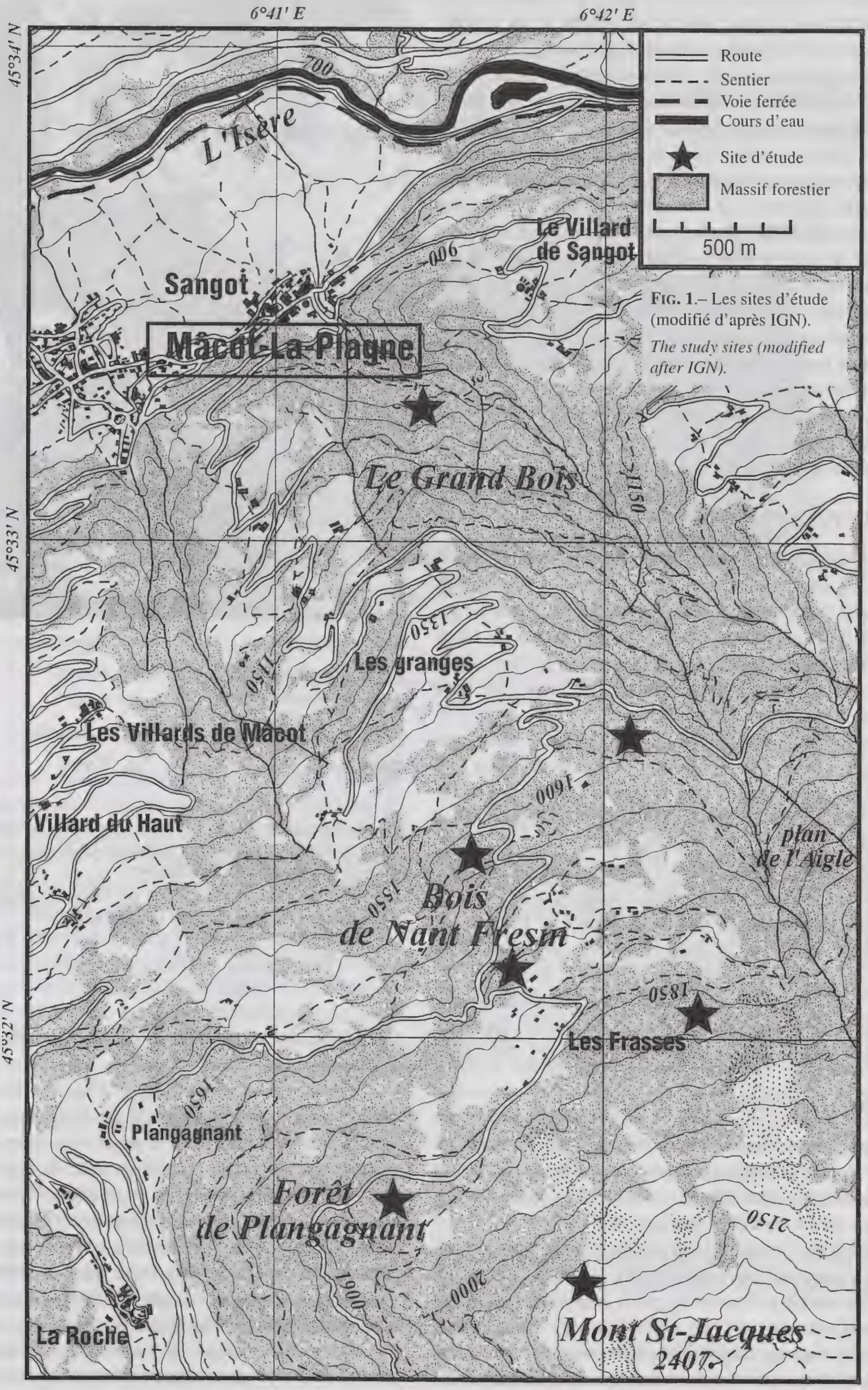


FIG. 1.– Les sites d'étude (modifié d'après IGN).

The study sites (modified after IGN).

Source : MNHN

Macot haut). Dans ces mêmes stations, ANDRÉ *et al.* (1987), ANDRÉ & GENSAC (1989) et ANDRÉ *et al.* (1990) ont constaté un fort déficit de régénération de l'épicéa qu'ils ont expliqué par les relations antagonistes entre l'épicéa et la myrtille. La structure forestière de ces deux stations est caractérisée par une futaie d'arbres âgés. La densité en tiges est assez faible et les arbres sont répartis de façon assez homogène si bien que les couronnes ne sont que rarement jointives. La couverture au sol est dans une large mesure constituée d'une lande à éricacées. Cette description est en accord avec la définition de la lande boisée. Cette structure est très largement représentée dans le massif forestier considéré mais l'absence de certains stades de développement de l'écosystème dans les stations Macot bas et Macot haut ne permet pas de comprendre les mécanismes conduisant au renouvellement du couvert forestier. Ainsi, les autres stations du gradient altitudinal sont moins représentatives du massif étudié mais sont caractérisées par une structure forestière fortement hétérogène.

ARCHITECTURE FORESTIÈRE

L'architecture forestière a été analysée soit en cartographiant les sites (BERNIER & PONGE, 1994 et FIG. 2) soit en dessinant la projection sur un plan vertical des structures forestières caractéristiques. Une estimation de l'âge des arbres est obtenue en comptabilisant soit les verticilles (pour les jeunes arbres) soit le nombre de cernes de bois produits au plus près du collet racinaire.

L'analyse de la végétation met en évidence son organisation agrégative. Cette propriété est principalement liée au caractère discontinu de la régénération naturelle de l'épicéa ainsi qu'aux relations de concurrence entre végétation herbacée, lande et épicéa (ANDRÉ & GENSAC, 1989, BERNIER & PONGE, 1994). Par conséquent, il a été possible de diviser les stations en de petites surfaces relativement homogènes d'un point de vue architectural et floristique. Ces surfaces seront par la suite nommées éco-unités. Les trois sites de l'étage montagnard étudiés, situés à 950, 1 550 et 1 750 m d'altitude, présentent de nombreuses phases de développement de la forêt nettement séparées les unes des autres, formant ainsi des mosaïques (FIG. 2).

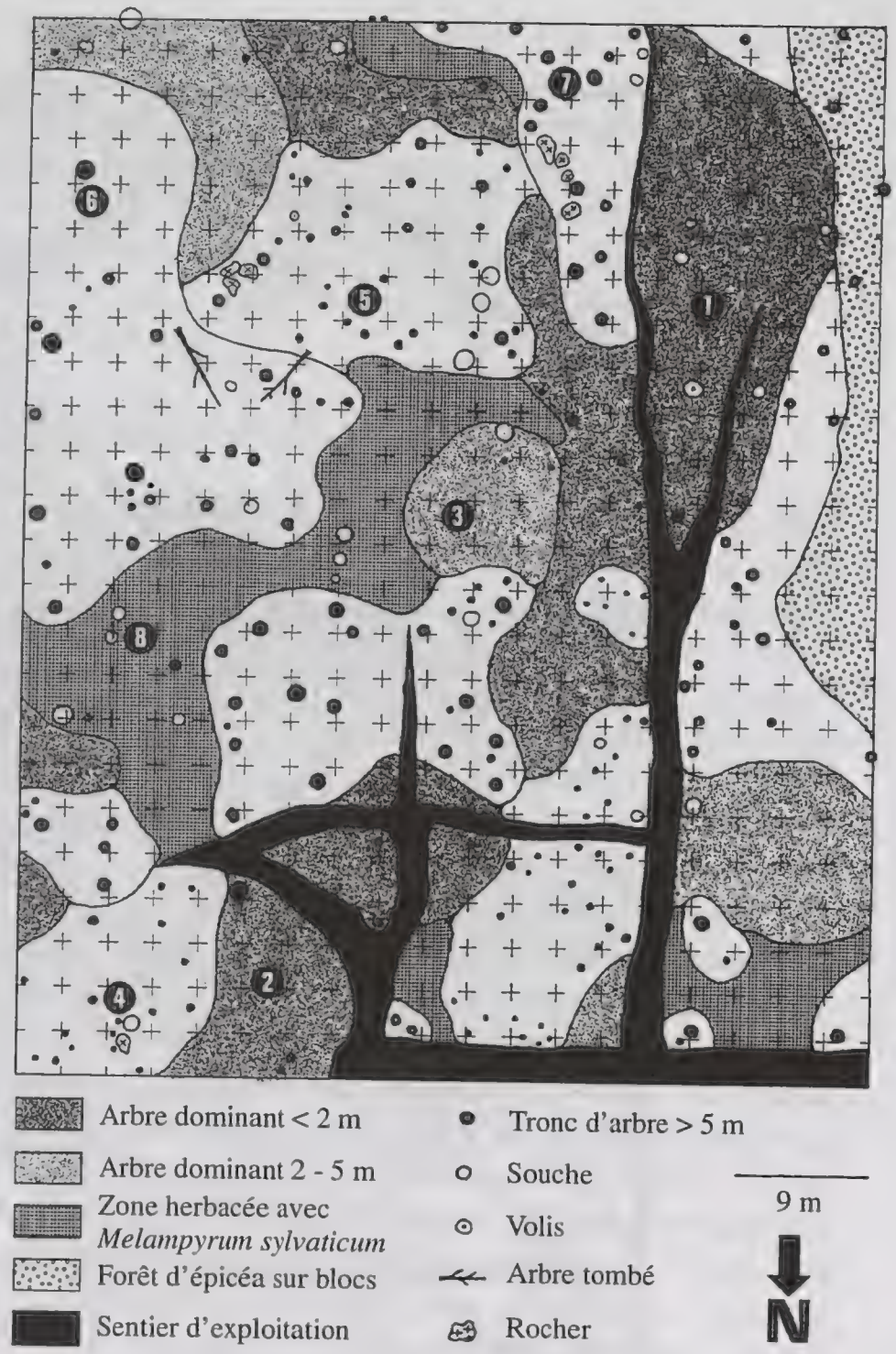


FIG. 2.– Cartographie de la mosaïque de la station forestière située à 950 m d'altitude dans la forêt de Macot-La-Plagne. Les numéros indiquent les éco-unités échantillonnées.

Maping of the forest site located in the Macot-La-Plagne forest at 950 m altitude. Numbers indicate sampled eco-units.

MICROMORPHOLOGIE DES HUMUS

L'observation micromorphologique des humus est basée sur la méthode des petits volumes d'humus (PONGE, 1984, modifié par BERNIER & PONGE, 1994). Elle consiste à isoler un profil d'humus non perturbé (5 X 5 X 15 cm) en le dégageant du matériel environnant après séparation à l'aide d'un couteau tranchant (FIG. 3). Une fois cette étape réalisée, les couches formant le profil sont successivement isolées puis conservées dans l'alcool à 95°. L'immersion dans l'alcool fixe et consolide les structures, par précipitation des colloïdes. La microstructure des couches d'humus n'est donc pas sensiblement modifiée par la méthode de prélèvement.

L'observation des couches d'humus se poursuit au laboratoire au grossissement X 40 de la loupe binoculaire pour la totalité du matériel et au grossissement X 400 d'un microscope à contraste de phase pour le matériel organo-minéral et les déjections holorganiques. Ce dernier instrument permet l'observation et la quantification de structures avec un pouvoir séparateur d'environ 0,5 µm (BERNIER & PONGE, 1994). Il est donc possible à ce grossissement de distinguer la plupart des structures minérales correspondant granulométriquement aux argiles. Cinquante-deux catégories ont été identifiées à la loupe binoculaire et 16 au microscope (BERNIER, 1995).

Source : MNHN

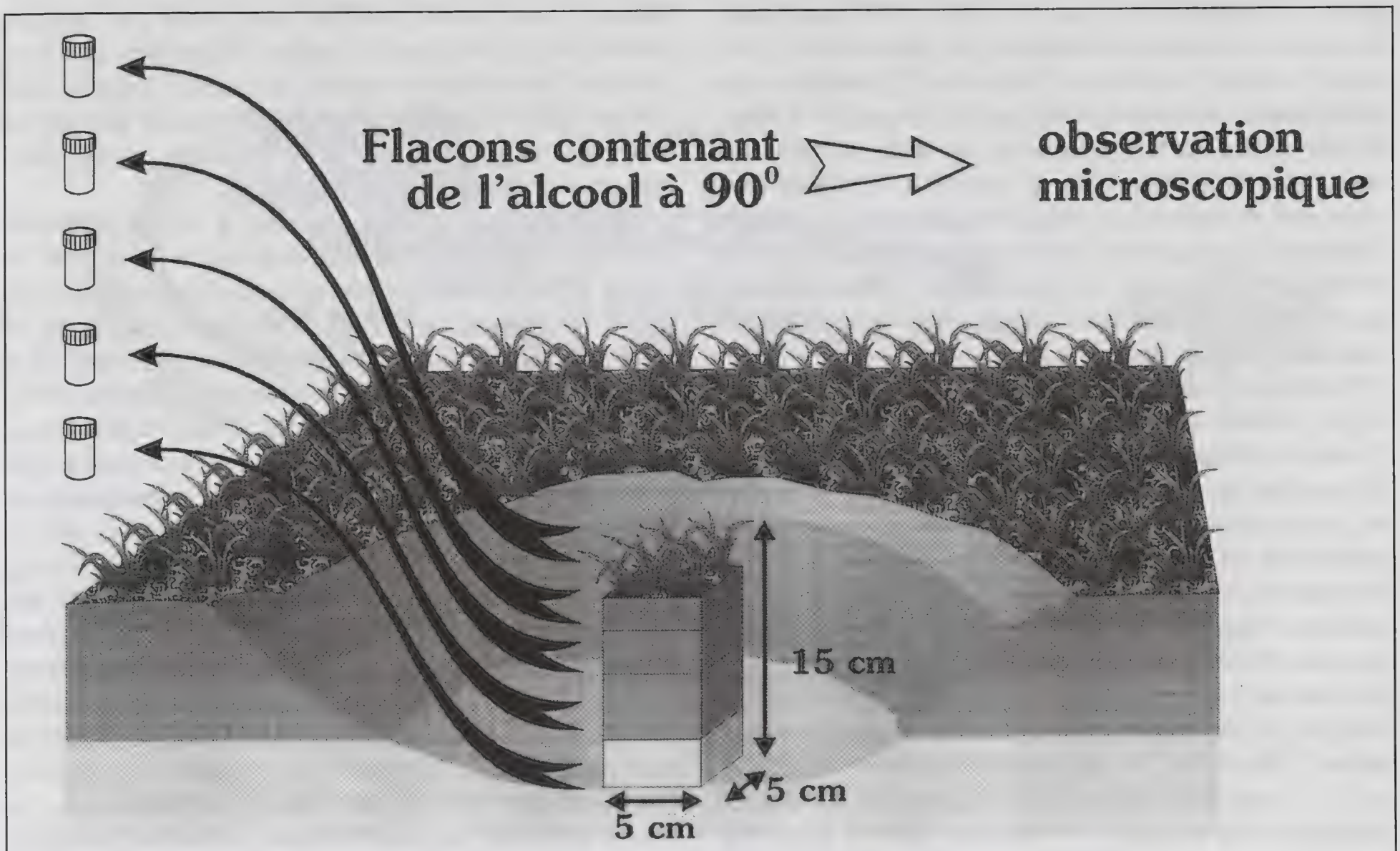


FIG. 3.– Méthode de prélèvement du profil d'humus.

Humus sampling method.

Des mesures quantitatives de la composition de chacune des couches sont réalisées à l'aide de la méthode du comptage par points (JONGERIUS, 1963). Cette méthode consiste à comptabiliser des observations ponctuelles dont la position est déterminée par une grille de points superposée à l'échantillon. Au moins 200 mesures sont requises pour avoir une précision de 0.5 % dans les estimations. Le résultat est une mesure de la surface occupée par chaque composant de la couche étudiée. Si l'on considère que la surface observée est un échantillon représentatif de la couche considérée, il y a alors une stricte correspondance entre surface et volume.

STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Face à la grande diversité des éco-unités de chaque station, il était impossible, faute de temps, de les échantillonner plusieurs fois. Étant donné que chaque éco-unité renseigne sur une étape particulière de la dynamique forestière, le choix a été fait de préserver la diversité des éco-unités étudiées au détriment d'une connaissance de la variabilité des profils d'humus à l'intérieur de chaque éco-unité. BERNIER (1995) a mis en évidence que l'essentiel de la variabilité des formes d'humus échantillonné était attribuable à la structuration en mosaïque de l'écosystème. L'éco-unité possède souvent une organisation concentrique (OLDEMAN, 1990), la périphérie pouvant être considérée comme un "écotone" avec d'autres éco-unités. C'est pour éviter les interférences entre deux éco-unités adjacentes que l'échantillonnage des humus est effectué au centre "physiologique" de chacune. La possible influence de la proximité d'un tronc d'arbre (ZINKE, 1962) est également évitée en se plaçant systématiquement à équidistance des troncs lorsque cela est possible (exception faite de l'échantillonnage sous des arbres isolés). Enfin, une attention particulière est donnée à la variabilité microtopographique de la zone de prélèvement, car toute irrégularité de terrain est susceptible d'influencer le dépôt de litière, l'écoulement des eaux, etc. (TAN, 1988). L'échantillonnage n'est donc pas aléatoire. Il tient compte de l'observation à l'œil des surfaces les plus représentatives de chaque éco-unité.

MÉTHODE D'ANALYSE DES PEUPLEMENTS DE VERS DE TERRE ET DE LEURS RÉGIMES ALIMENTAIRES.

Le peuplement de vers de terre a été échantillonné dans chaque éco-unité étudiée le plus près possible du profil d'humus prélevé. Cet échantillonnage a été réalisé

Source : MNHN

selon la méthode décrite par BOUCHÉ (1969): application de formol suivie par un tri manuel. Six surfaces de 0,25 m^2 ont été échantillonnées par éco-unité. La méthode de quantification micromorphologique des humus a été adaptée afin de réaliser simultanément une étude des contenus intestinaux et des déjections. Ce travail a été réalisé dans une unité en début de phase d'aggradation à 1 550 m d'altitude. Le peuplement de vers de terre était en majorité constitué de *Lumbricus terrestris* (LINNÉ, 1758) (10 individus étudiés), *Aporrectodea nocturna* (EVANS, 1946) (10 individus étudiés), *Aporrectodea icterica* (SAVIGNY, 1826) (10 individus étudiés), *Aporrectodea caliginosa* (SAVIGNY, 1826) (4 individus étudiés) et *Lumbricus castaneus* (SAVIGNY, 1826) (1 individu étudié). Pour chaque individu, les contenus du gésier, de l'intestin antérieur et postérieur ont été analysés à l'aide de la méthode micromorphologique mise au point pour l'étude des couches d'humus. Dix déjections récentes de vers de terre ont été échantillonnées dans chaque couche du profil d'humus correspondant. Elles ont été analysées de la même manière que les contenus digestifs. Au total, 166 échantillons ont été analysés (60 déjections et 106 contenus digestifs). Ils ont permis d'identifier 79 catégories élémentaires quantifiées soit à la loupe binoculaire soit au microscope. La matrice résultante a été analysée à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances ou AFC (BERNIER, 1995).

LE PROFIL D'HUMUS

Le profil d'humus est la résultante d'apports, d'une dispersion ainsi que d'une réorganisation de la matière organique et de la matière minérale sous l'influence prépondérante de l'activité biologique et du lessivage. L'anisotropie verticale du profil d'humus (BERNIER, 1996) dépend donc des transports biologiques de matière, de la gravité et de la surface interne de la porosphère (VANNIER, 1987). Le plan horizontal est par contre en général beaucoup plus homogène (du moins si l'on considère une surface limitée).

Les formes d'humus : classification et fonctionnement

MÜLLER (1889) a été un des premiers à distinguer parmi les formes d'humus le mull (= terreau) du mor ou torf (= tourbe). Depuis, la classification des formes d'humus a été souvent débattue (ROMELL & HEIBERG, 1931) et étoffée d'une troisième catégorie (moder = pourriture) caractérisée par une forte activité animale épigée sans incorporation organo-minérale. BAL (1970), BABEL (1975) et GREEN *et al.* (1993) ont contribué à éclaircir cette classification en prenant appui sur les éléments biologiques dominant le profil d'humus. Depuis HESSELMANN (1926) l'identification des couches s'appuie sur les mêmes critères (KUBIENA, 1953, BAL, 1970, BABEL, 1971, BRUN, 1978, GREEN *et al.*, 1993, JABIOL *et al.*, 1995). Seule la couche L pose un réel problème étant donné son caractère transitoire entre les parties épigées et hypogées de l'écosystème. Dans le présent travail, la couche L inclut la totalité du tapis de mousse ainsi que l'essentiel des parties aériennes des végétaux herbacés (seules les parties dressées en sont exclues).

BERNIER *et al.* (1993), BERNIER & PONGE (1994) et BERNIER (1996) justifient la distinction entre mull et moder par la présence ou non d'espèces fouisseuses réalisant l'incorporation organo-minérale. Les humus de forme moder ont un réseau trophique strictement lié à leur organisation verticale (KENDRICK & BURGES, 1962, LIONS & GOURBIERE, 1988, PONGE, 1991a). Dans ce cas, les déplacements verticaux de matière figurée sont de très faible amplitude. Il y a donc une étroite correspondance entre les séquences verticales et temporelles dues à l'accumulation superficielle de matériel végétal (PONGE, 1984). Par contre, l'humus de forme mull possède une autre organisation, dominée par d'importants transferts verticaux réalisés par les organismes fouisseurs. La faune et la microflore du sol qui caractérisent les différents stades de décomposition de la litière dans le moder ne sont cependant pas éliminées dans le mull. Au contraire, elles sont plus diversifiées, sinon plus abondantes. Le réseau trophique se densifie donc fortement. Les différences observées entre formes d'humus étoffent donc la théorie des stratégies cénotiques développée par BLANDIN *et al.* (1976).

La figure 4 synthétise les résultats d'une AFC décrite par BERNIER (1995). Le plan des axes 1 et 2 (38 % de la variance totale) met en correspondance l'organisation verticale d'un profil d'humus de type mull et le peuplement de vers de terre. L'analyse simultanée des contenus intestinaux et des déjections de vers de terre met en évidence quatre types différents de comportement. Parmi les deux espèces se nourrissant de fragments végétaux (détritivorie) on distingue *L. castaneus* qui a un régime strictement organique et *L. terrestris* qui consomme aussi du matériel minéral en explorant le profil sur de grandes profondeurs. *A. caliginosa* et *A. nocturna* se nourrissent de déjections de vers de terre (coprophagie). Enfin *A. icterica* ingère principalement du matériel à forte teneur minérale provenant du bas du profil. Ces résultats confirment la distinction des groupes écologiques érigés par BOUCHÉ, (1972) bien qu'*A. nocturna* (classé parmi les anéciques) ait un contenu intestinal très voisin de *A. caliginosa* (classé parmi les endogés). Par contre les deux espèces reconnues comme endogées (*A. caliginosa* et *A. icterica)* ont des régimes alimentaires très différents, justifiant la distinction entre espèces poly- et oligo-humiques réalisée par LAVELLE (1988). Ces résultats confirment l'hypothèse de relations synergiques entre les différentes espèces de vers de terre vivant dans le même profil d'humus émise par SHAW & PAWLUK (1986) et BERNIER & PONGE (1994),

Source : MNHN

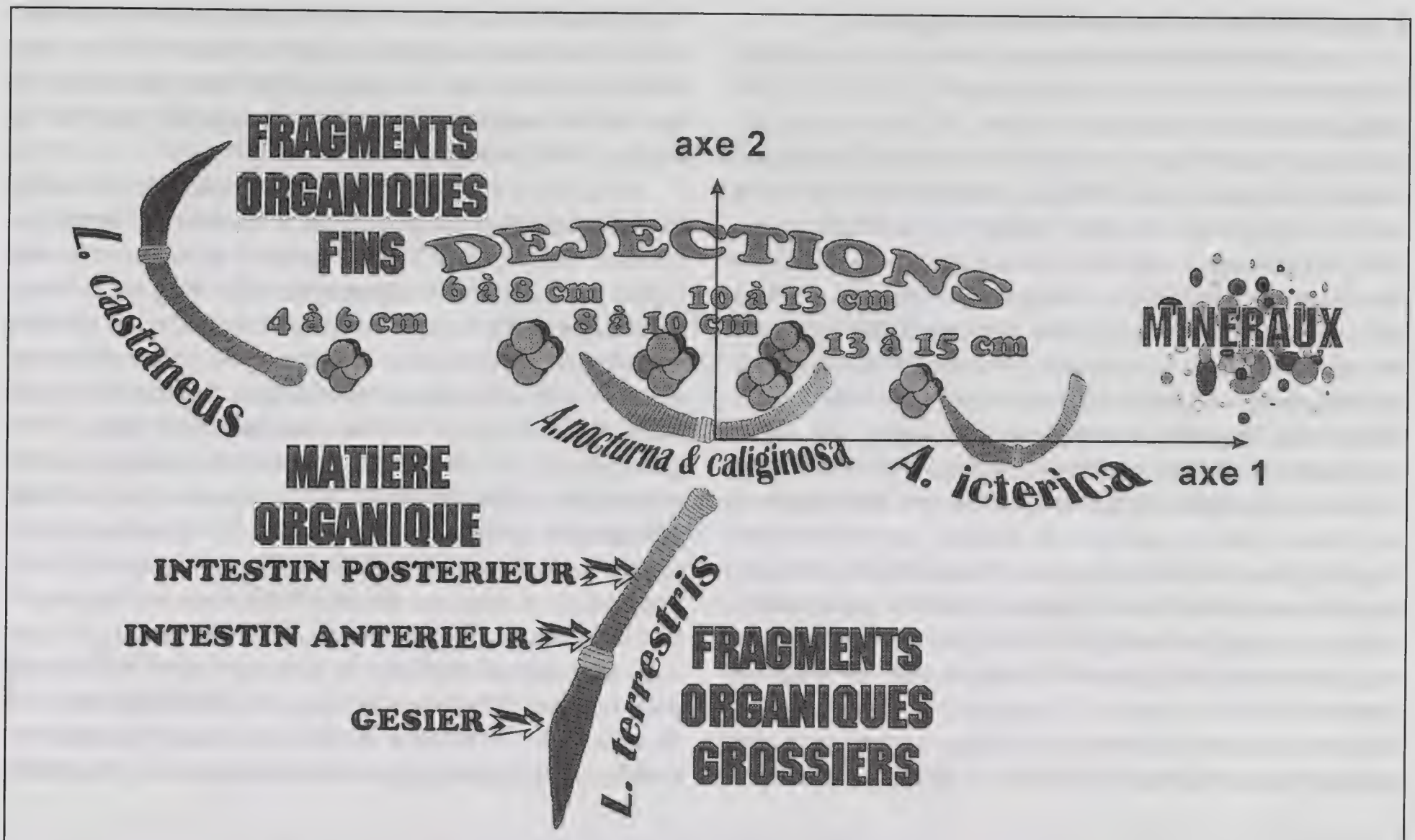


FIG. 4.– Analyse factorielle des correspondances croisant 166 contenus intestinaux ou faeces avec 79 types de composants.

Correspondence analysis of 166 earthworm gut parts or faeces and 79 components.

l'habitat de l'une étant dépendant de l'activité des autres. Le profil d'humus de forme mull résulte donc de la combinaison des diverses activités d'espèces sympatriques de vers de terre. En effet, les activités de creusement, d'ingestion, de défécation, d'enfouissement actif et passif d'éléments de la litière, concourent à l'incorporation des différentes catégories de matière organique dans le substratum minéral. Le mull possède donc des caractères ou propriétés qui évoluent sans transition et très progressivement avec la profondeur.

Clés pour l'interprétation et la simplification du profil d'humus

L'étude comparée des litières de conifère mixtes (épicéa et mélèze) met en évidence une évolution comparable des aiguilles de ces deux espèces (BERNIER, 1992). Le devenir des aiguilles n'est pas différent non plus de celui des brindilles et des écailles de conifères. Si une distinction importante doit être effectuée à l'intérieur du compartiment litière, celle-ci doit plutôt concerner les stades de décomposition, quel que soit le type de litière. La séparation des aiguilles entières et fragmentées est donc suffisante pour situer le niveau d'activité de la faune, quelque soit l'essence résineuse. La disparition de la litière alimente principalement les compartiments "déjections holorganiques" et "agrégats organo-minéraux" car, dans tous les cas, les deux distributions s'avèrent interdépendantes. Les compartiments "litière résineuse intacte", "litière résineuse fragmentée" et "déjections" (holorganiques ou organo-minérales) ont donc des relations génétiques. L'étude de ces trois compartiments renseigne donc sur les modalités de transformation de la litière ainsi que sur le degré d'incorporation de la matière organique à la matière minérale.

La distribution du compartiment racinaire n'est jamais en rapport avec les quantités de matière organique fine (holorganique ou organo-minérale) (BERNIER, 1992). Le système racinaire des conifères n'est donc pas une source majeure de matière organique pour les processus de décomposition. Si le fonctionnement du profil d'humus ne semble pas être influencé par la distribution verticale du compartiment racinaire, le contraire n'est cependant pas vrai. Une vue d'ensemble de tous les profils d'humus permet de constater que la répartition du système racinaire dépend de la forme d'humus. Lorsque l'humus est très stratifié, le système racinaire est très superficiel, alors que dans les humus recelant une activité fouisseuse importante, il se répartit sur l'ensemble du profil.

Source : MNHN

Le profil d'humus : mémoire de l'écosystème

Les humus de forme mull prélevés sous de jeunes épicéas ont mis en évidence une succession de litières différentes retraçant l'histoire du site (FIG. 5). Sous un tel couvert, le sol est dépourvu de végétation au sol et pourtant, à faible profondeur, une certaine quantité de mousse morte subsiste. En dessous de cette couche, la succession se traduit par des restes de luzule (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.) et de canche (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.), ainsi qu'une quantité importante d'écorce d'épicéa. Le bas du profil est enfin caractérisé par une abondance de racines mortes d'épicéa. La succession ainsi mise en évidence dans le profil d'humus est la suivante : des arbres sont morts (écorce et système racinaire), puis une végétation de type herbacé (luzule et canche) s'est développée au sol, faisant place à un tapis de mousse, qui a à son tour régressé sous les jeunes épicéas. Cet exemple particulier montre que tous les restes végétaux produits par l'écosystème ne sont pas décomposés, bien que cet humus ait un fonctionnement de type mull. Dans ce cas, les restes les plus récalcitrants (rachis de mousse, bases foliaires et feuilles coriaces des herbes, écorce) sont laissés pour compte et peuvent subsister dans le profil pendant plusieurs décennies. L'étude d'un seul profil d'humus permet donc de constater une dynamique provenant i) d'une succession végétale, ii) d'un déséquilibre entre production et taux de décomposition du matériel végétal (BERNIER & PONGE, 1993, BERNIER, 1996).

Le profil d'humus possède une certaine inertie car les traces des productions passées ne s'effacent pas immédiatement. Cependant, l'importance d'un compartiment donné n'est pas liée à l'importance des flux mais seulement à des différences de flux. Par conséquent, un élément donné de l'humus sera d'autant plus probablement observé que son rapport production / disparition sera élevé. Par conséquent, le fonctionnement des humus n'est qu'indirectement abordé par la micromorphologie et une grande partie des processus qui se déroulent en son sein échappent à ce mode d'investigation. C'est notamment le cas de la minéralisation. La figure 5 suggère que le fonctionnement biologique du profil d'humus est déterminé par la litière la plus appétente, les litières d'appétence moindre étant soit ingérées de la même façon soit laissées pour compte. L'analyse des contenus intestinaux des vers de terre met en évidence qu'ils sélectionnent la litière de conifères au détriment des résidus muscinaux (BERNIER,

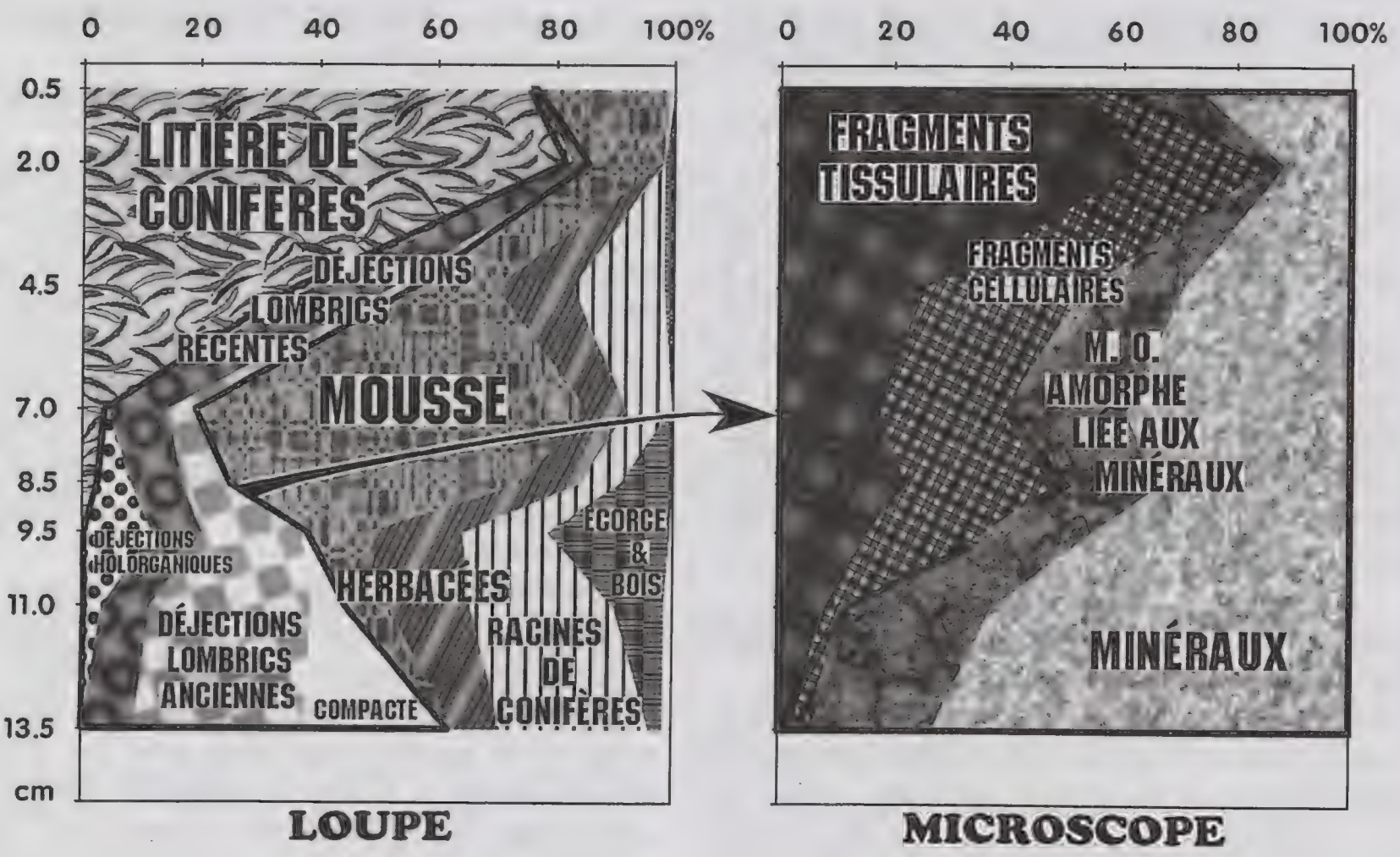


FIG. 5.– Profil d'humus sous épicéas de 30 ans, en début de phase de croissance, après la fermeture de la canopée (station située à 1 550 m d'altitude). DÉJECTIONS LOMBRICS RÉCENTES = Déjections organo-minérales récentes de lombrics. DÉJECTIONS LOMBRICS ANCIENNES = Déjections organo-minérales anciennes de lombrics. COMPACTE = Matériel organo-minéral à structure compacte.

Humus profile under 30-year-old spruce trees, early growth phase after canopy closure (site located at 1 550 m altitude). DÉJECTIONS LOMBRICS RÉCENTES = Recent earthworm organo-mineral faeces. DÉJECTIONS LOMBRICS ANCIENNES = Old earthworm organo-mineral faeces. COMPACTE = Compact organo-mineral material.

Source : MNHN

1995). Par conséquent, la litière de mousse sensu lato est plus abondante que celle de l'épicéa malgré son ancienneté et la suppression des apports. Dans une litière mixte de pin sylvestre et de mousse (*Scleropodium purum*) PONGE (1991b) avait également noté une discrimination par la faune entre ces deux composants.

En conclusion, la quantité d'information disponible au sein d'un profil d'humus s'accroît d'une dimension temporelle. Le profil d'humus intègre diverses activités animales, végétales et microbiennes sur plusieurs années voire décennies. L'observation de ce profil apporte un degré de confiance supplémentaire aux données biocénotiques, qui ne représentent qu'une mesure instantanée. Le profil d'humus est une mémoire de l'écosystème non seulement parce que sa stratification verticale retrace une séquence temporelle végétale mais aussi parce qu'elle conserve ou accumule des traces d'activité passée de la faune et de la microflore (ZACHARIAE, 1965, BAL, 1970).

Le profil d'humus : vers une modélisation

BERNIER (1996) met en évidence le rôle des transports verticaux et de l'incorporation organo-minérale dans la détermination des formes d'humus. La figure 6 présente un modèle conceptuel qui décrit à la fois les différences de fonctionnement entre le moder et le mull mais aussi la destinée de différentes litières dans un même profil d'humus selon leur degré d'appétence pour les vers de terre. La différence fondamentale qui réside entre les deux modes d'incorporation et de décomposition est le déplacement vertical de la matière. BERNIER (1996) émet l'hypothèse que les déplacements au sein des profils d'humus sont de nature probabiliste : un élément a autant de chances d'être transporté vers le haut que vers le bas. Ces mouvements erratiques, associés à l'arrivée constante mais unidirectionnelle de nouveaux matériaux (litière) produisent un mouvement apparent vers le bas des différents éléments organiques de l'humus. En l'absence de tels déplacements, la matière évolue sur place et se transforme progressivement.

Dans ce schéma (FIG. 6) le système racinaire est symbolisé par une flèche inclinée pour décrire son mode de pénétration au sein du profil d'humus. La pointe de la flèche positionne l'optimum de développement du système racinaire, l'amplitude de la pointe de la flèche matérialise le degré de sélectivité verticale du système racinaire. L'inclinaison de la flèche matérialise la direction

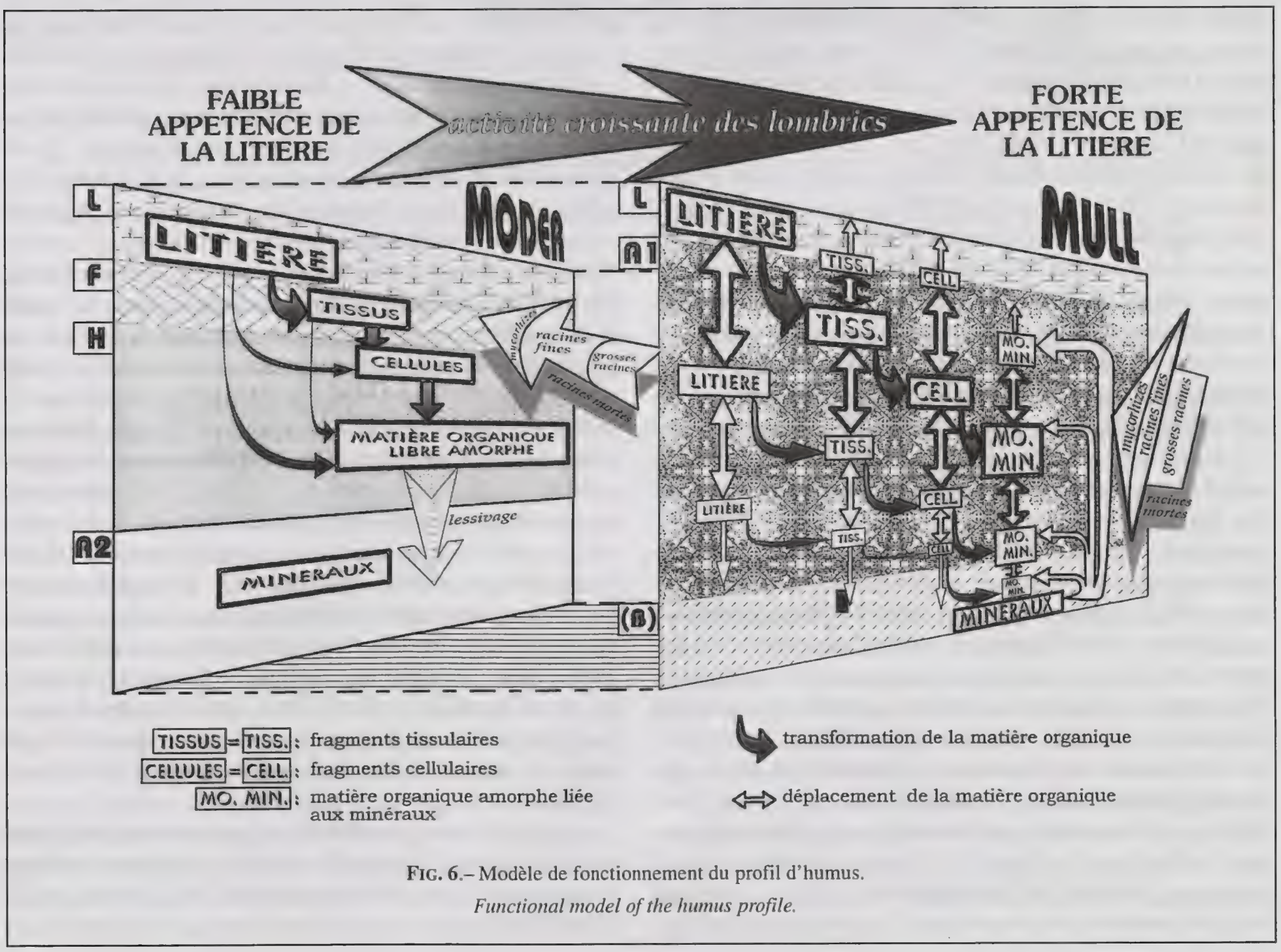


FIG. 6.– Modèle de fonctionnement du profil d'humus.

Functional model of the humus profile.

Source : MNHN

préférentielle de croissance du système racinaire, due au mouvement apparent des couches d'humus. Ainsi d'un temps t à un temps t + 1, une racine donnée sera passée du statut de racine vivante à celui de racine morte et se situera plus bas dans le profil.

HÉTÉROGÉNÉITÉ DES PROFILS D'HUMUS ET DYNAMIQUE FORESTIÈRE

BERNIER *et al.* (1993), BERNIER & PONGE (1994) et BERNIER (1996) ont mis en évidence les liens dynamiques qui unissent les diverses formes d'humus échantillonnées sur une surface limitée de la forêt. La mosaïque des profils d'humus est principalement déterminée par la dynamique de l'écosystème forestier.

La dynamique forestière

WATT (1947) a été l'un des premiers à introduire la notion d'évolution cyclique des écosystèmes en se basant notamment sur l'observation de processus situés au niveau des peuplements. Avant cette publication les processus dynamiques étudiés décrivaient une maturation unidirectionnelle d'écosystèmes nouveaux ou rajeunis vers un état stationnaire nommé climax (CLEMENTS, 1916). MILES (1979) généralisa à l'ensemble des écosystèmes, les processus de transformation décrits par WATT, tout en critiquant fortement le parallélisme entre développement d'un écosystème et d'un organisme tel que l'envisageait CLÉMENTS (1916). Dès lors, les notions de stabilité et d'équilibre furent sérieusement mises à mal (SPRUGEL, 1991). OLDEMAN (1990) souligna que la principale propriété des écosystèmes forestiers était leur organisation en mosaïque. Tout se passe comme si les différentes phases du renouvellement forestier s'excluaient mutuellement. L'écosystème forestier est donc partagé en surfaces unitaires (= éco-unités) dont les propriétés et les potentialités sont en grande partie déterminées par un événement historique prépondérant : l'évènement-zéro. Cet événement premier n'est pas défini a priori par sa nature, cependant il est la plupart du temps identifié à un (ou des) chablis. Suite à cet événement-zéro, l'éco-unité passe par différentes phases du cycle forestier avant de subir sur toute ou partie de sa surface un nouvel événement-zéro. Les phases du cycle sylvogénétique identifiées par OLDEMAN (1990) sont i) la phase d'innovation (installation des semis), ii) la phase d'aggradation (croissance des arbres), iii) la phase biostatique (stabilité apparente de l'éco-unité) et iv) la phase de dégradation (précédant, accompagnant ou provoquant l'événement-zéro). La mosaïque forestière est constituée d'une collection d'éco-unités se distinguant mutuellement par un décalage temporel particulier par rapport à l'événement-zéro et par la nature ou l'étendue de cet événement. Si l'on admet une relative constance des conditions d'apparition d'une éco-unité (donc des processus aboutissant à l'événement-zéro), la mosaïque forestière ne traduit alors que le fractionnement spatio-temporel du cycle sylvogénétique. La conceptualisation réalisée par OLDEMAN (1990) ne se limite pas à une dynamique de renouvellement de l'écosystème forestier mais replace aussi ce processus par rapport aux théories de la succession. Les différents stades de la dynamique de la mosaïque identifiés par OLDEMAN (1990) sont l'installation, le "precuilibrium", l' "ecuilibrium", l'élimination et l'écroulement. Les deux derniers stades sont supposés résulter d'une perturbation d'ordre majeur qui concerne à la fois les éco-unités "jeunes" et "âgées" de la mosaïque (KUIPER, 1994). Ce processus est situé à un niveau hiérarchique supérieur par rapport aux phases du cycle sylvogénétique.

La forêt de Macot-la-Plagne à 1550 m d'altitude

Le plan de la station à 1550 m d'altitude (BERNIER & PONGE, 1994) confirme largement la structure en éco-unités de la forêt étudiée. Bien que l'on soit dans une forêt gérée, les pratiques forestières n'ont pas pris le pas sur les processus naturels qui aboutissent à la structure en mosaïque de phases de la forêt. Cette organisation résulte principalement du caractère discret de la régénération de l'épicéa. À l'étage montagnard la régénération de cette essence est massivement réalisée dans des clairières et s'accompagne du développement d'une végétation herbacée. Les éco-unités ont des diamètres d'environ 15-20 mètres soit la moitié ou les deux tiers de la hauteur des arbres adultes. Leur structure est généralement organisée sur un mode concentrique probablement dicté par la répartition des facteurs favorisant le succès de la régénération. BERNIER (1996) décrit l'organisation de la jeune éco-unité à partir d'un nucleus et son développement centrifuge par installation de nouveaux individus en bordure. La résultante de ce gradient centrifuge d'installation ainsi que la forte croissance des arbres au centre explique la forme en dôme des recrûs d'épicéa (FIG. 7). En l'absence de coupes d'éclaircie pratiquées par les forestiers, l'éco-unité croît tout en maintenant au maximum la cohésion entre individus. La résultante est une forte homologie entre le devenir d'une branche et celui d'un individu : ils sont tous deux dépendants de sévères relations de concurrence. L'unité est peu affectée par les perturbations mineures grâce à une réserve d'arbres réprimés. La figure 8 illustre les propriétés de substitution à la suite d'un volis d'un arbre dominant par un arbre auparavant réprimé. Cette propriété renforce la cohésion des éco-unités et donc du "tissu" forestier.

De nombreuses observations associent le développement de la lande à myrtille avec la formation de petites trouées entre les arbres (BERNIER 1992, PONGE *et al.*, 1994). HESTER *et al.* (1991) montrent que la myrtille est

Source : MNHN

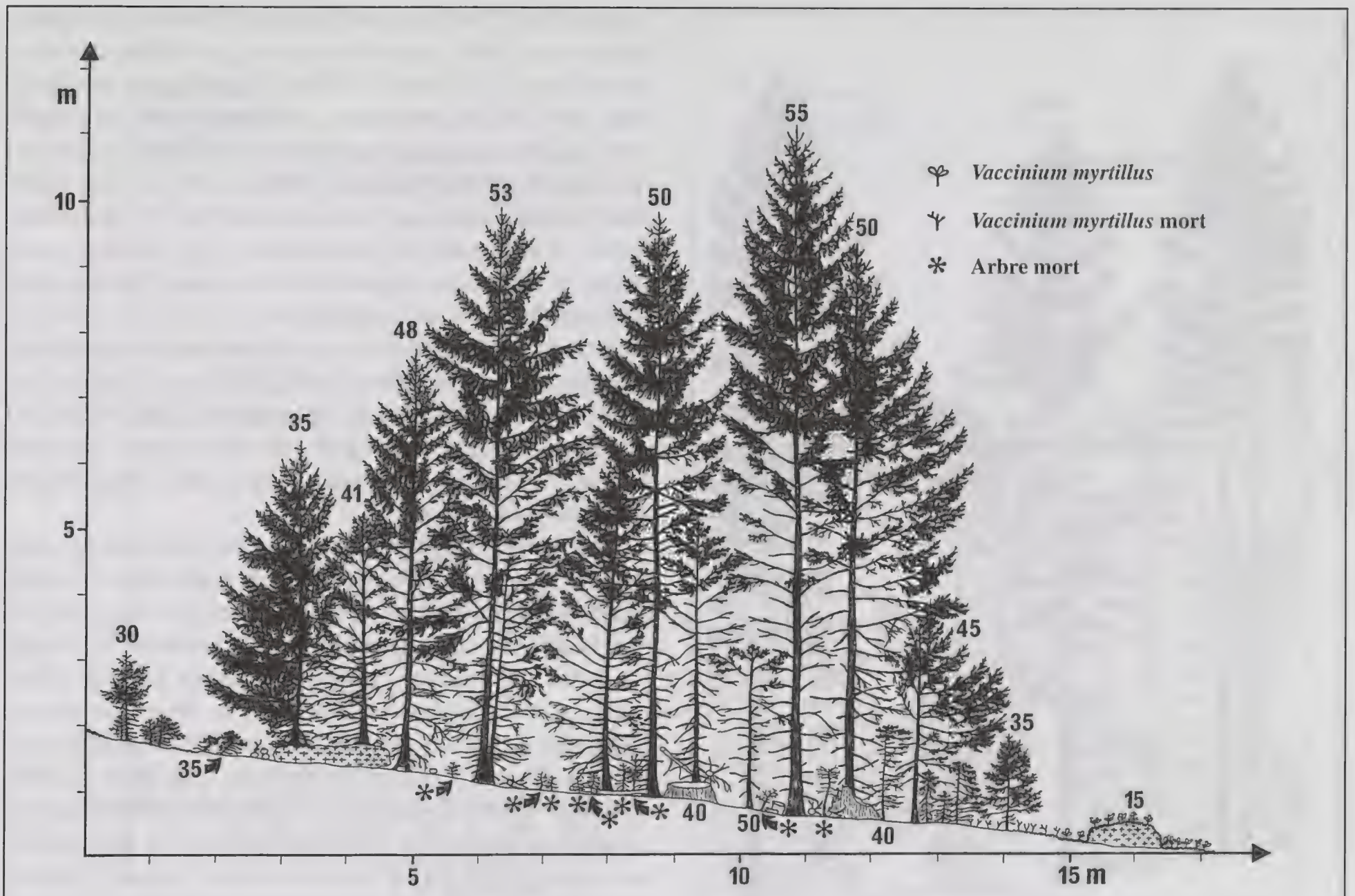


FIG. 7.– Profil d'une éco-unité en début de phase d'aggradation (altitude = 1 550 m). Les nombres correspondent à l'âge des arbres en années et les * correspondent aux arbres morts.

*Transect through an eco-unit at the beginning of the aggradation phase (altitude = 1 550 m). Numbers = age of trees (yrs); * = dead trees.*

plus tolérante à l'ombrage que la canche flexueuse, ce qui ne l'empêche pas d'être une espèce à part entière de la lande supra-sylvatique. De plus, la myrtille se développe généralement de proche en proche par allongement et ramification de son rhizome (FLOWER-ELLIS, 1971, MAUBON *et al.*, 1995). C'est sans doute pour cette raison que la lande à myrtille a tendance à occuper les interstices entre les éco-unités forestières. Cependant, l'absence de régénération de l'épicéa dans les plages de myrtille (ANDRÉ & GENSAC, 1989) aboutit à un isolement relatif de ces deux types de végétation (BERNIER & PONGE, 1993, 1994, BERNIER, 1996) et il est possible d'observer de grandes surfaces occupées par une lande boisée avec de vieux épicéas (ANDRÉ *et al.*, 1990). La dualité des "systèmes" lande et forêt n'est pas sans rappeler ce que PETERS *et al.* (1992) ont observé entre le bambou et le hêtre dans une forêt japonaise. Dans le cas du couple épicéa-myrtille, les hypothèses d'interaction biochimique et de confrontation des systèmes mycorhiziens sont les plus couramment avancées pour expliquer ce phénomène (ANDRÉ & GENSAC, 1989, ANDRÉ, 1994, GALLET, 1992, 1994, PONGE *et al.*, 1994). Des interactions biochimiques ont aussi été démontrées dans des pineraies nordiques à *Empetrum hermaphroditum* (NILSSON & ZACKRISSON, 1992).

La gestion forestière consiste à éclaircir progressivement les peuplements pour que les arbres ne se gênent pas mutuellement et sélectionner les plus beaux individus. Comme les coupes d'exploitation se font pied par pied, l'éclaircie réalisée par les forestiers est en fait constante et homogène quelque soit l'âge de l'épicéa. Les coupes d'exploitation progressives se font avec l'espoir que l'arrivée de lumière au sol améliorera les chances de germination et d'installation d'une nouvelle génération. Cependant, l'observation montre que la plupart du temps ces coupes successives provoquent la destruction des éco-unités et homogénéisent ainsi les structures forestières (BERNIER *et al.*, 1993, BERNIER & PONGE, 1994). Dans la lande boisée, les éco-unités forestières sont fragmentées en autant de micro-éco-unités qu'il reste d'arbres. La lande à myrtille progresse de plus en plus près du tronc des arbres, réduisant les chances de succès de la régénération naturelle.

Source : MNHN

FIG. 8.– Profil d'une éco-unité en fin de phase d'aggradation (même altitude et commentaire que la FIG. 6).

Transect through an eco-unit at the end of the aggradation phase (same elevation and comments as for figure 6).

Dynamique des profils d'humus et interaction avec la dynamique forestière

La grande variabilité des profils d'humus échantillonnés est étroitement liée à l'âge des arbres ainsi qu'à la couverture végétale au sol (BERNIER & PONGE, 1994, BERNIER, 1996). Les figures 9 et 10 montrent les graphes des relations existant entre trois compartiments du profil d'humus pour les huit éco-unités qui forment la chronoséquence de la pessière dans la station à 1 550 m d'altitude. Des éco-unités chronologiquement proches présentent des graphes assez semblables. Ceci est d'autant plus remarquable que des humus d'arbres très âgés (fin de cycle) et très jeunes (début de cycle) n'ont pas des graphes très différents. La mort d'un arbre ne constitue donc pas un événement remarquable au niveau des humus.

L'augmentation de la litière de conifère pendant la croissance de l'arbre ne s'accompagne pas immédiatement d'une production de déjections holorganiques. À 50 ans, le matériel fécal holorganique est surtout présent superficiellement et en faible proportion au sein de la litière (production récente). À 60 ans, le début du profil reste semblable mais alors que la proportion de litière décroît, la proportion de déjections holorganiques continue d'augmenter (production et accumulation). Enfin, à 160 ans, les déjections holorganiques ne sont abondantes qu'en profondeur (restes d'accumulation uniquement). Les relations entre litière et déjections organo-minérales sont globalement inverses de celles qui impliquent les déjections holorganiques. La proportion de déjections organo-minérales diminue avant même que celle de la litière d'épicéa ne soit importante. À l'inverse, la restauration d'un horizon A1 constitué de déjections organo-minérales dans l'éco-unité 160 ans se fait dès la surface au sein même des couches holorganiques.

Les propriétés des humus de forme mull trouvés dans les sites d'innovation sont en grande partie liées à l'abondance des vers de terre (FIG. 11). Ces derniers incorporent la matière organique à la matière minérale au sein de l'horizon A1 (matière organique amorphe liée aux minéraux), stabilisent la structure sous la forme de macro-aggrégats et améliorent ainsi les propriétés physico-chimiques du profil d'humus (SHIPITALO & PROTZ, 1989, BERNIER, 1996). Lorsque les arbres entrent en phase de croissance intense, le profil d'humus perd très rapidement la majorité de ses vers de terre et se transforme en moder. Pendant une courte phase de transition, il est possible d'observer un horizon A1, constitué principalement de vieilles déjections de lombrics, surmonté d'une mince couche H (BERNIER, 1996). Cette phase de transition est aussi caractérisée par une destruction des micro-assemblages organo-minéraux et par un entraînement en profondeur du matériel organique ainsi dissocié de la matrice minérale (FIG. 11). L'horizon H du moder est très largement coprogène. Le matériel fécal abandonné par la faune épigée est essentiellement constitué de fragments tissulaires grossiers. Dès la fin de la période de forte croissance des arbres, des dépôts superficiels de déjections organo-minérales de vers de terre sont de nouveau détectables. Cette activité est principalement due à l'expansion de l'espèce fouisseuse *L. terrestris* (BERNIER & PONGE, 1994).

Le profil d'humus de la lande à myrtille est caractérisé par une couche H épaisse et compacte. La rareté des boulettes fécales est typique des humus de forme mor (humimor, GREEN *et al.*, 1993). L'analyse microscopique met en évidence que cette couche est constituée majoritairement de matériel organique amorphe libre cimentant des fragments végétaux. Les couches H des profils d'humus prélevés sous épicéa et sous lande à myrtille ne sont donc pas de même nature. L'originalité de cet humus confirme le statut particulier de la lande à myrtille au sein de la dynamique forestière (PONGE *et al.*, 1994).

Source : MNHN

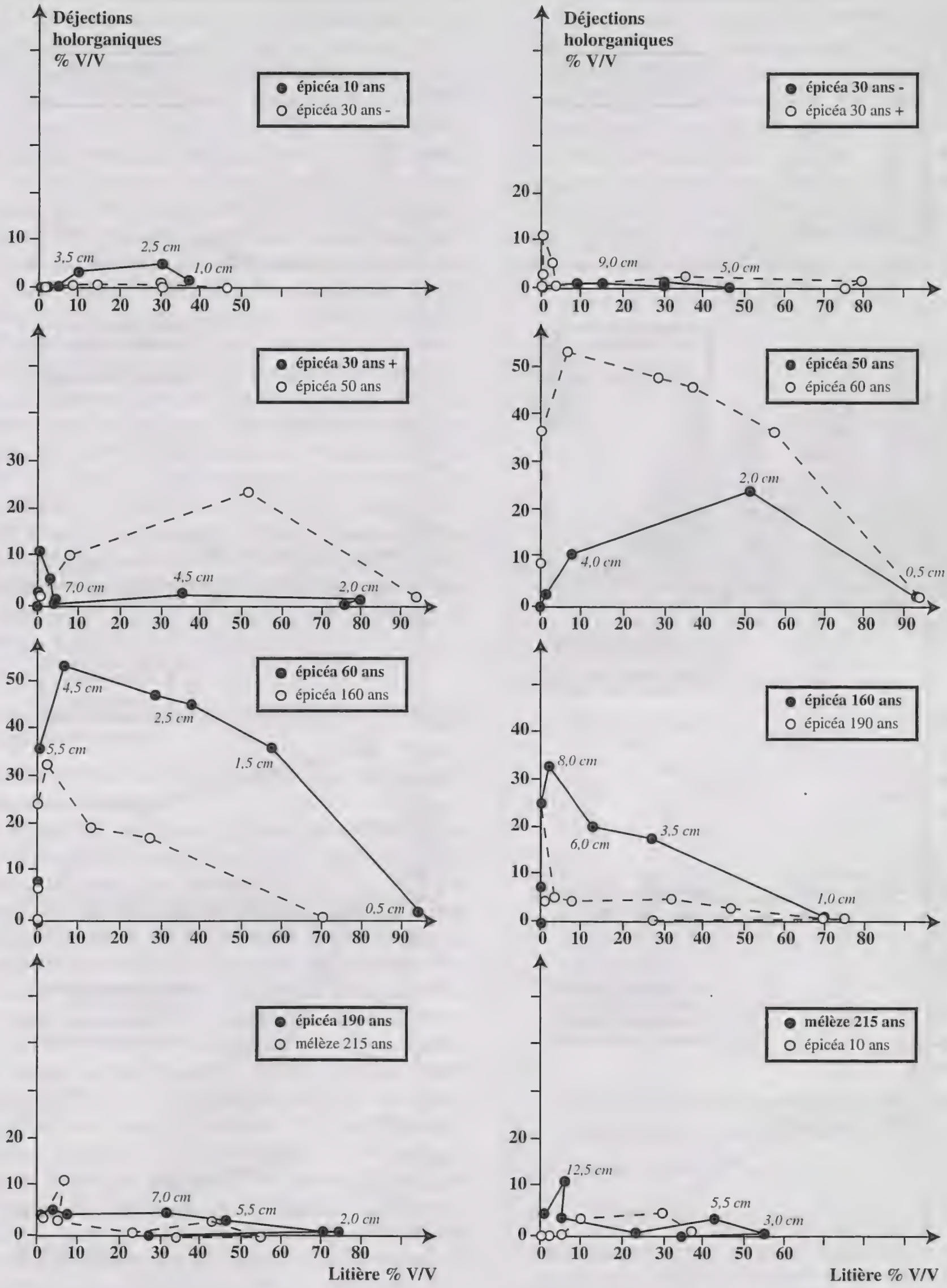
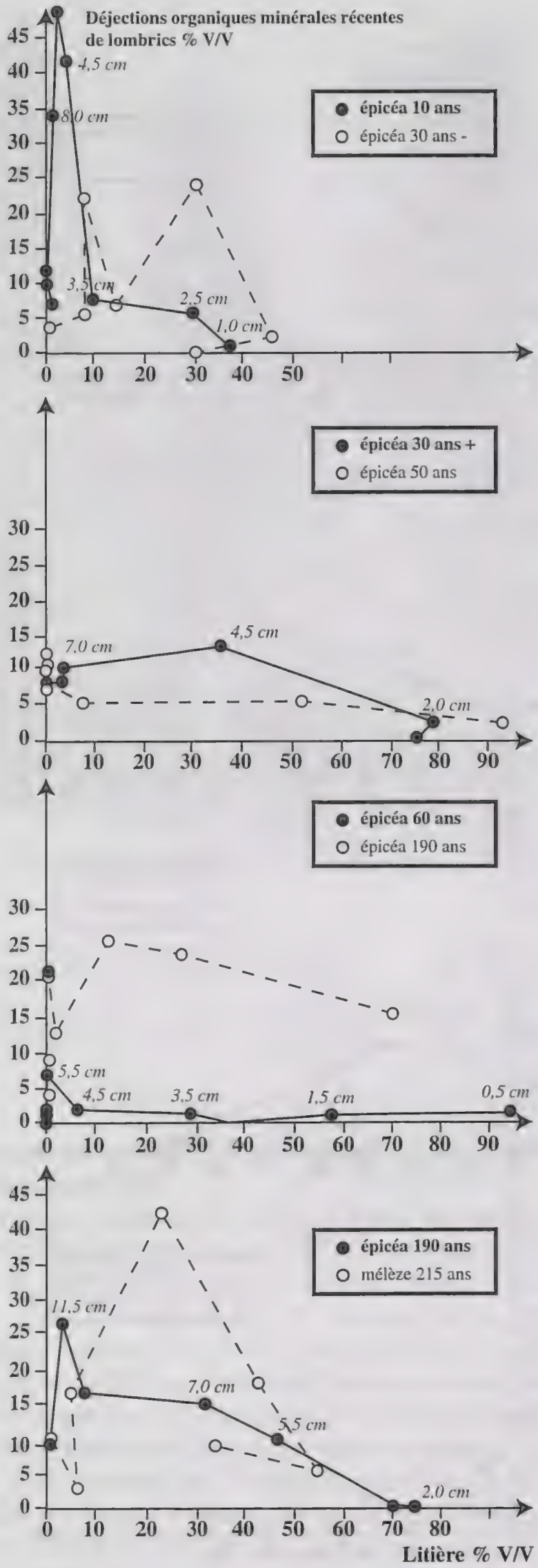


FIG. 9.– Relations entre les proportions volumiques de litière et de déjections holorganiques dans la station située à 1 550 m d'altitude.

Relationships between volume percentage of litter and holorganic faeces on the site located at 1 550 m altitude.

Source : MNHN



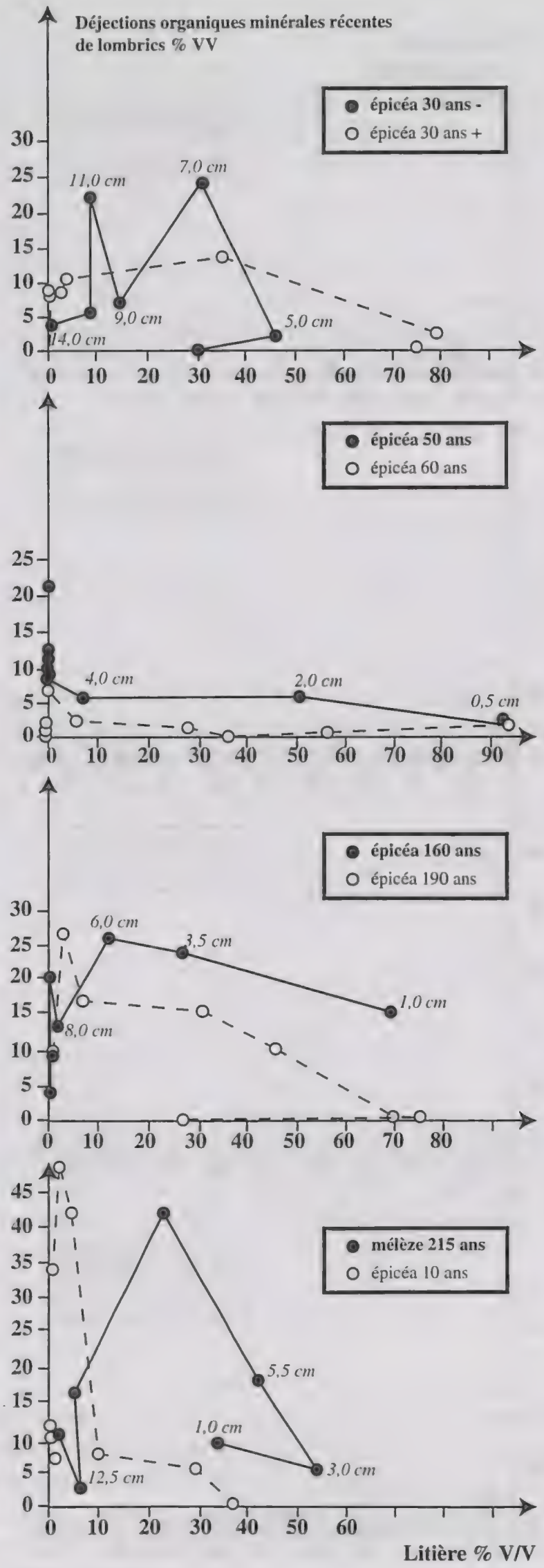


FIG. 10.– Relations entre les proportions volumiques de litière et de déjections organo-minérales récentes de lombrics dans la station située à 1 550 m d'altitude.

Relationships between volume percentage of litter and earthworms organo-mineral faeces in the site located at 1 550 m altitude.

Source : MNHN

Répartition des vers de terre et forme d'humus

La distribution spatiale de *L. terrestris* au sein d'une mosaïque de formes d'humus a été reconstituée dans des cages grillagées enterrées dans la station située à 1550 m d'altitude (BERNIER, 1996). Le résultat de l'expérience, qui a duré 9 mois, met en évidence la nette préférence de *L. terrestris* pour le mull à herbacées et des effectifs remarquablement faibles dans l'humus formé sous l'éco-unité "épicéa 60 ans". BERNIER & PONGE (1994) montrent que *L. terrestris* persiste en faible densité dans le mor de la lande à myrtille. Comme aucune incorporation organo-minérale n'est observée dans cette forme d'humus, cette espèce a sans doute dans ce cas un comportement épigé. L'expérience met en évidence que la densité de cette espèce dans chaque élément de la mosaïque est déterminée par un taux de mortalité spécifique. La mortalité observée au cours de cette expérience (38 %) masque probablement la migration de certains individus d'un humus vers un autre plus favorable. La régulation des populations de *L. terrestris* est fonction du profil d'humus, qui détermine la capacité limite du milieu. Les vers de terre conditionnent le profil d'humus qui en retour affecte leur densité. Le caractère pionnier de *L. terrestris* dépend donc i) de sa faculté d'adaptation à des humus de type moder voire mor en se comportant comme un épigé, ii) de sa faculté de transformer le profil colonisé en un mull.

DYNAMIQUE DES PROFILS D'HUMUS ET LIMITE SUPRA-FORESTIERE

Évolution et limite de la dynamique des profils d'humus avec l'altitude

La dynamique des humus de l'étage montagnard subit des modifications avec l'altitude (BERNIER, 1996). Cependant, les principales tendances décrites à 1550 m se retrouvent dans les deux autres stations étudiées à l'étage montagnard (950 et 1750 m). Les mécanismes conduisant à la plasticité des profils d'humus sont donc extrapolables au moins à l'ensemble de la pessière montagnarde, à l'exclusion des pessières à mégaphorbiaie et des pessières à gros blocs. La période caractérisée par des humus de forme moder est peu durable à l'étage montagnard inférieur (950 m), et la phase biostatique recèle le maximum de vers de terre fouisseurs. À cette altitude, la dynamique des humus s'accompagne de modifications importantes du pH calquées sur la dynamique des populations de lombrics. À 1550 m d'altitude, la proportion relative des humus de forme mull avoisine celle des humus de forme moder. L'optimum du mull se déplace de la phase biostatique vers la phase d'innovation. Dès cette altitude, le pH reste constamment acide quels que soient les changements de forme d'humus, alors que la couche H du moder s'est considérablement épaissie. Enfin, à l'étage montagnard supérieur (1750 m d'altitude), la disparition des vers de terre fouisseurs conduit à l'élaboration d'un humus très voisin du fibrimor (accumulation d'une litière peu transformée et réduction de la couche H). En outre, la formation du mull est plus lente à cette altitude. Le mull typique n'est observé qu'en début de phase d'aggradation. Dans ce cas, la régénération a dans un premier temps lieu sur les souches ou troncs pourris avant de se propager dans l'humus influencé par le développement des épicéas et gagné sur la lande à myrtille.

Dans la station située à 1550 m d'altitude, les changements de forme d'humus sont mis en relation avec les changements de densité des vers de terre (FIG. 11).

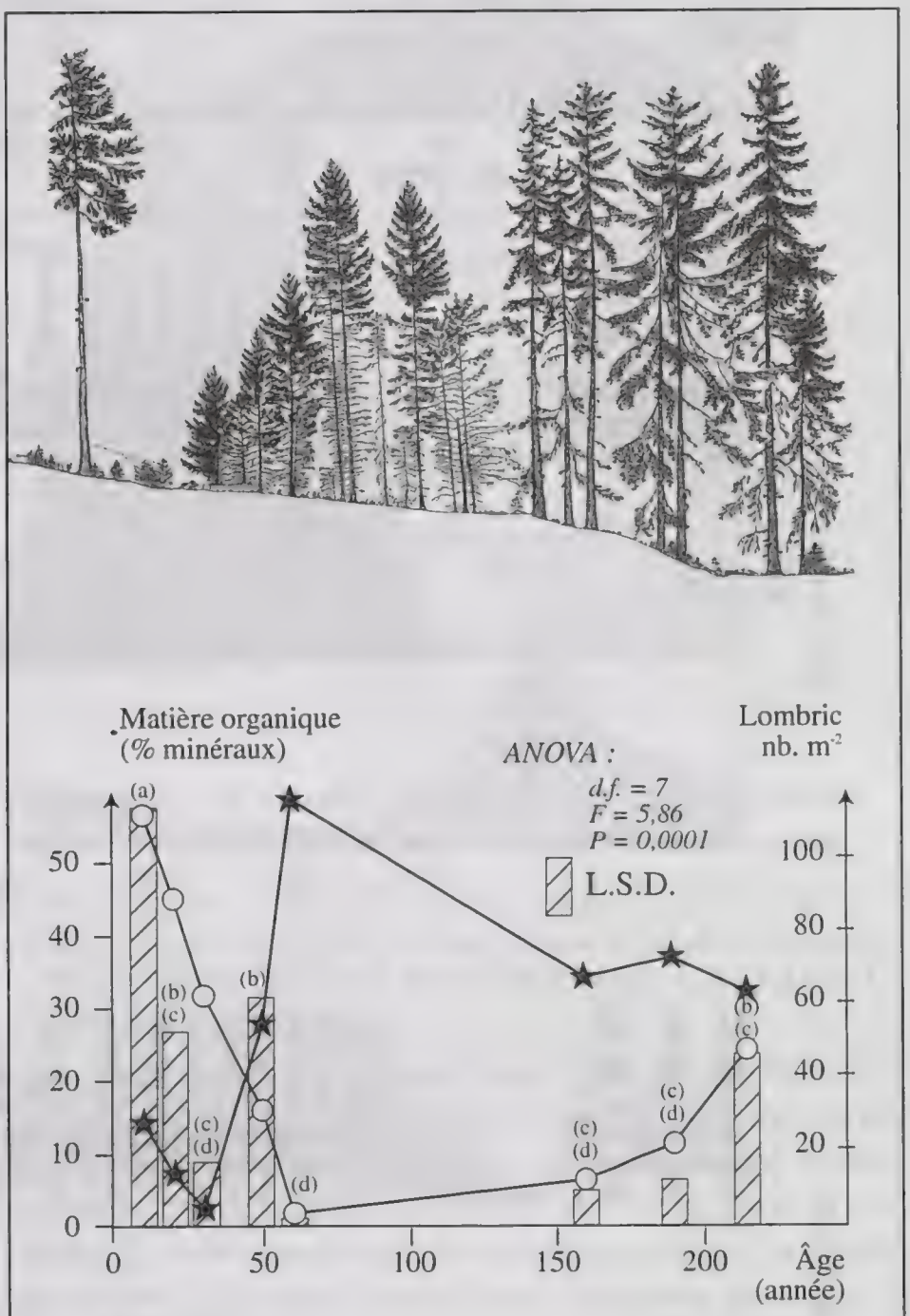


FIG. 11.– Relations entre la dynamique forestière, la densité en vers de terre et l'évolution de la matière organique amorphe du sol dans la station située à 1550 m d'altitude.

Relationships between forest dynamics, earthworm density and changes in soil amorphous organic matter on the site located at 1550 m altitude.

Source : MNHN

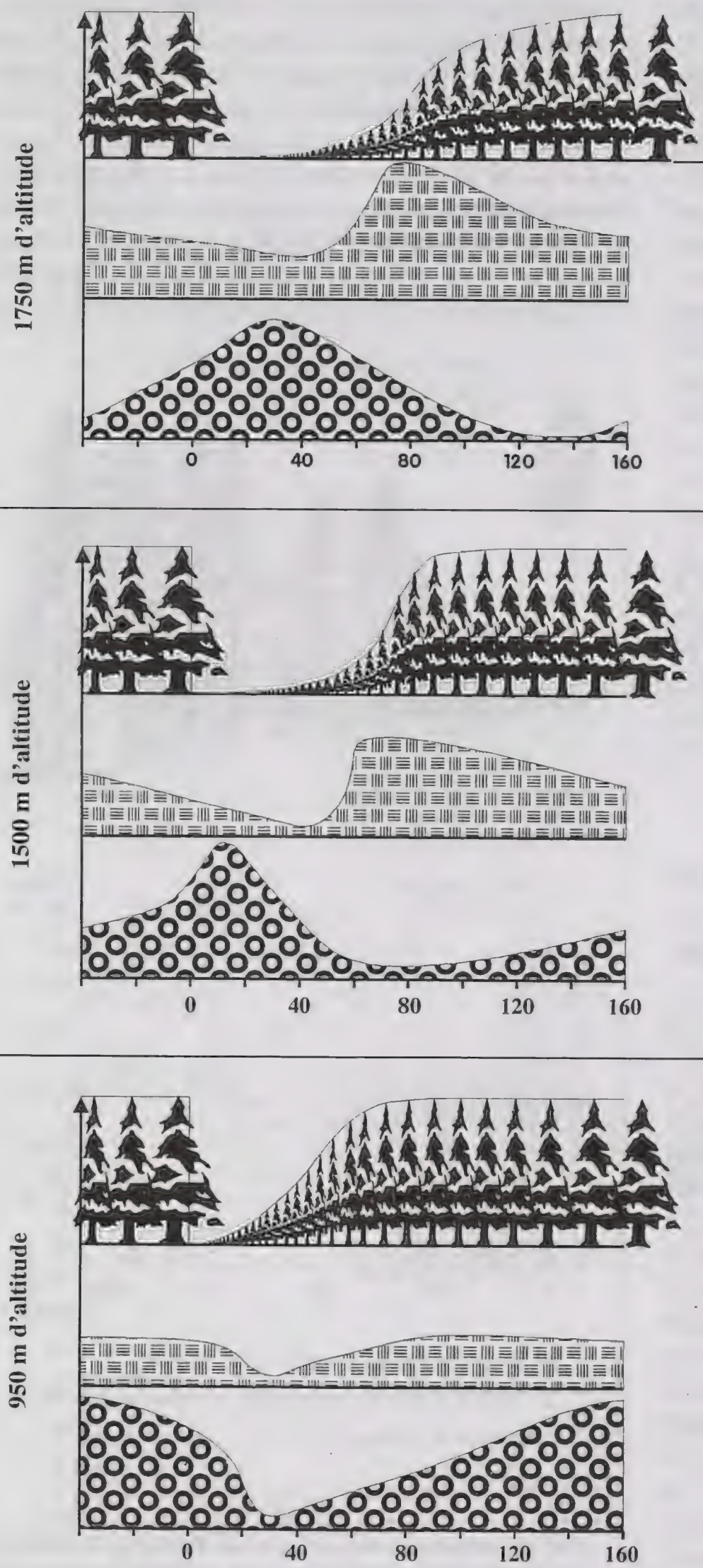


FIG. 12.– Relations entre la taille des arbres, la quantité de fragments végétaux et de déjections organo-minérales.

Relationships between tree height, plant debris and earthworm organo-mineral faeces.

Source : MNHN

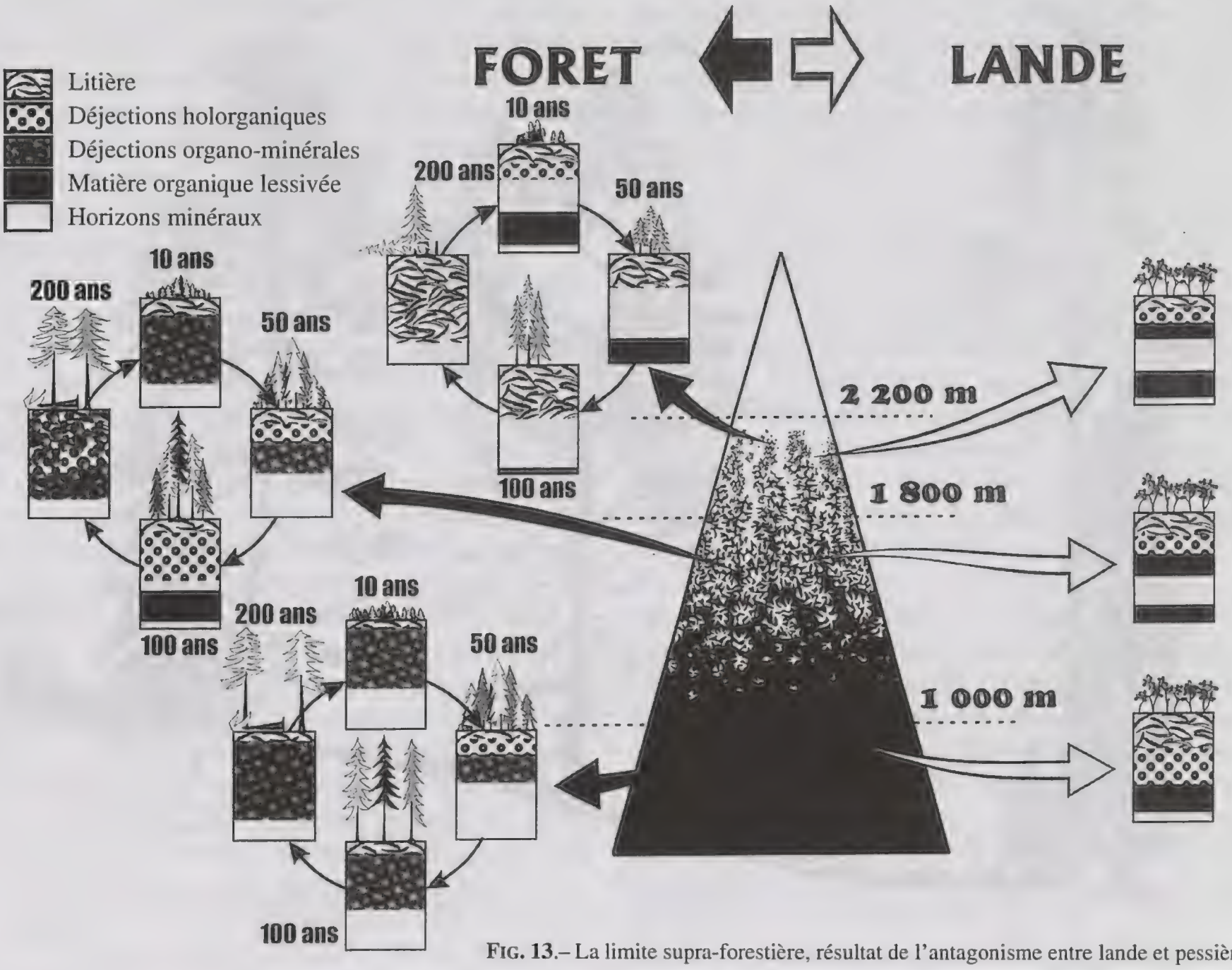


FIG. 13.– La limite supra-forestière, résultat de l'antagonisme entre lande et pessière.

The upper forest limit, result of the heath-forest antagonism.

BERNIER (1996) met en évidence le lien entre la densité des populations de vers de terre et les volumes de déjections de ces animaux. La figure 12 met en évidence que dans les trois premières stations du gradient altitudinal, l'accumulation d'une matière organique fragmentée mais peu humifiée au sein des profils d'humus accompagne la croissance des épicéas. Des volumes importants de déjections organo-minérales de vers de terre vont de pair avec cette accumulation à 950 m d'altitude alors qu'a 1 750 m ces deux catégories varient en sens contraire. BERNIER (1996) apporte la démonstration que le profil d'humus ne présente jamais un bilan équilibré des activités de tous les organismes qui le composent. Les modifications de la forme d'humus ne sont pas provoquées par l'accumulation de matière organique non décomposée mais sont associées aux périodes de croissance de l'épicéa par l'intermédiaire des variations des peuplements de vers de terre. BERNIER (1996) avance l'hypothèse d'un contrôle des populations de vers de terre par l'absorption racinaire des ressources minérales du sol.

VERS UNE REDÉFINITION DE LA LIMITE SUPRA-FORESTIÈRE

L'observation de l'antagonisme entre lande et forêt à une altitude donnée et l'augmentation très progressive des surfaces occupées par la lande à myrtille de l'étage montagnard à l'étage subalpin (BERNIER & PONGE, 1993, 1994, BERNIER, 1996) permettent de redéfinir la limite supérieure de la forêt. Cet antagonisme sépare la pessière à myrtille en deux écosystèmes étroitement imbriqués (FIG. 13). Cette hypothèse est supportée par le partage du territoire très précis entre éco-unités forestières et lande. Ainsi, vers 1 550 m d'altitude, la limite forestière serait déjà étudiable puisque matérialisée par l'écotone entre éco-unités forestières et lande. La lande à myrtille possède des profils d'humus remarquablement comparables d'une altitude à l'autre. L'amincissement des profils d'humus sous myrtille avec l'altitude (BERNIER, 1992) contraste fortement avec l'accumulation croissante de litière dans les éco-unités forestières.

La limite des facultés de régénération de l'épicéa sur sol permet de mieux définir la séparation entre les étages

Source : MNHN

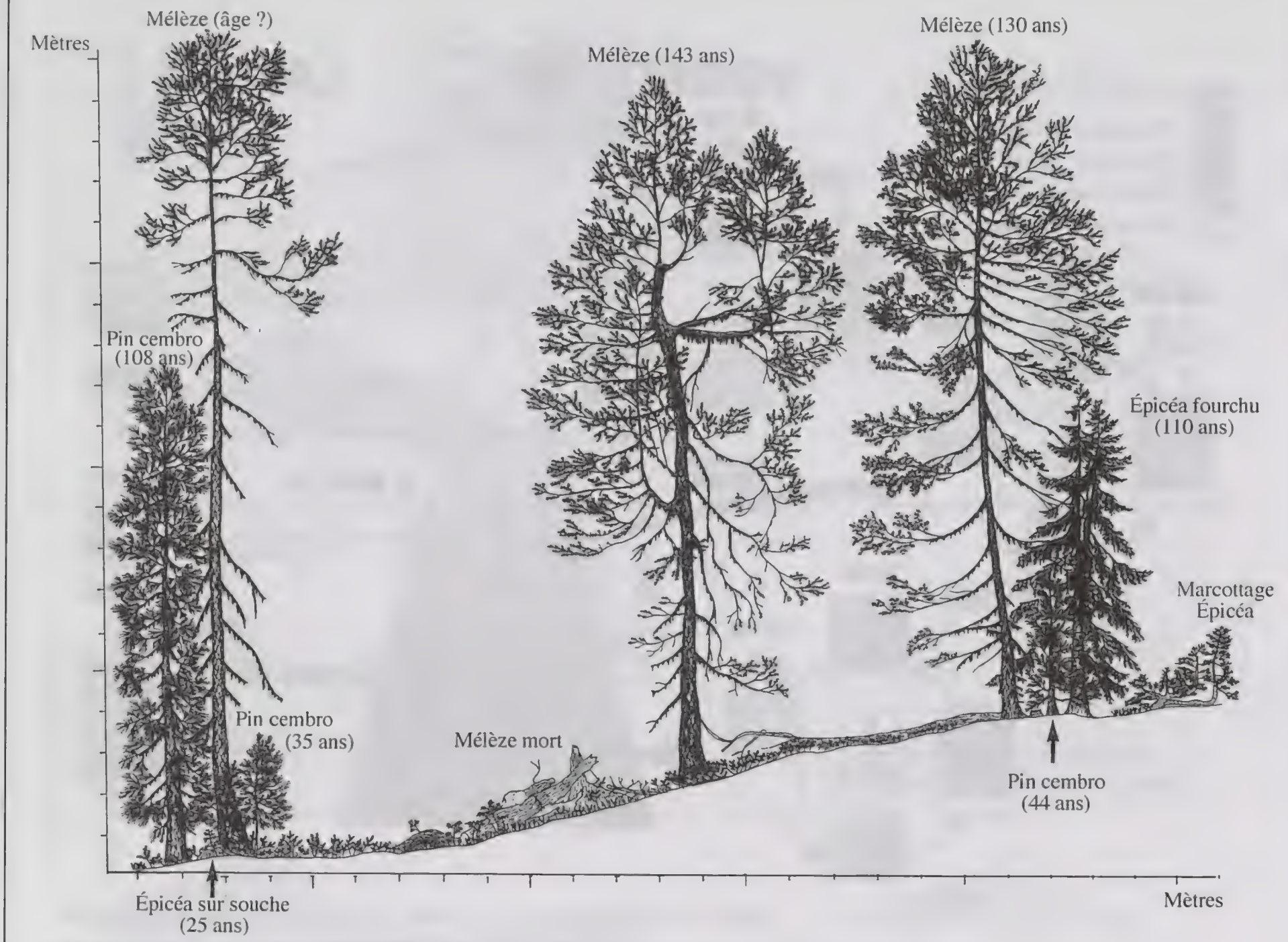


FIG. 14.– L'architecture forestière à la limite supra-forestière (2 150 m).

Forest architecture at the upper forest limit (2 150 m).

montagnards et subalpins (BERNIER, 1996). À la limite entre ces deux étages, la restauration du mull favorable à l'installation des jeunes semis d'épicéa se trouve très fortement retardée par rapport au cycle sylvogénétique. La régénération est initialisée sur bois pourri au centre de ces éco-unités et la régénération sur humus ne contribue qu'à leur élargissement. À l'étage subalpin, la régénération sur bois pourri est le seul processus de renouvellement forestier (GENSAC, 1990). Or après la chute d'un arbre les forestiers ne laissent sur place que les souches. Considérant que le succès de la régénération sur souche ne peut pas être totalement assuré, le processus d'exploitation et d'entretien de la forêt subalpine risque à terme de conduire à une déstabilisation de l'écosystème forestier et à son remplacement par une lande boisée (PONGE *et al.*, 1994).

L'accroissement d'altitude s'accompagne d'un isolement progressif des éco-unités forestières par la lande à myrtille (MAYER, 1976, BERNIER, 1996). L'architecture forestière analysée dans un des ultimes sites boisés du versant étudié met en évidence des collectifs d'arbres comportant un mélange d'essences et une superposition des générations (FIG. 14). La structure et la nature des unités de la mosaïque sont donc ici très différentes de celles de l'étage montagnard. BERNIER (1992) suggère que chaque collectif est un micro-écosystème forestier à part entière car sa capacité de régénération lui confère une certaine autonomie.

CONCLUSION

La forêt de Macot-La-Plagne (Savoie) a permis d'étudier une grande diversité de formes d'humus, en relation avec une grande diversité de structures forestières. Les méthodes de prélèvement et d'observation microscopique des humus développées dans le présent travail ont apporté une perception inhabituelle des humus, les mécanismes de passage d'une forme d'humus à une autre ayant rarement

Source : MNHN

été envisagés dans la littérature (SARTZ & HUTTINGER, 1950, HANDLEY, 1954, EMMER, 1995). À l'issue de ce travail, les différentes formes d'humus ne peuvent plus être considérées comme des systèmes étroitement isolés les uns des autres, chacun ayant son propre déterminisme stationnel. De même, chaque couche n'apparaît plus comme un compartiment individualisé du profil d'humus mais est incluse dans un processus continu de transformation, de décomposition et d'incorporation de la matière organique à la matière minérale.

La structure du profil d'humus est en grande partie déterminée par les organismes qui l'habitent (BAL, 1982). Les vers de terre entretiennent notamment des rapports originaux avec leur environnement, leur milieu de vie étant à la fois source de nourriture et site d'accumulation de leurs excréments (LEE, 1985, LAVELLE, 1994). Ces animaux font également partie des rares taxons capables d'adapter leur environnement à leurs besoins. Il est dès lors difficile d'analyser les relations entre les vers de terre et leur environnement (le profil d'humus) par des liens de cause à effet. Ainsi un même facteur peut, soit provoquer à court terme l'élimination d'une population de vers de terre, soit être à long terme neutralisé par l'action progressive de ces animaux sur leur milieu. Le présent travail a montré que l'installation de l'épicéa dans un site donné provoque dans un premier temps la disparition du peuplement de vers de terre, modifiant ainsi profondément la forme d'humus (passage du mull au moder). Sous les épicéas adultes les vers de terre sont capables de neutraliser à plus long terme les effets de l'enrésinement. De plus si un des effets de l'activité des lombrics est bien l'élaboration et la stabilisation d'agrégats organo-minéraux (MARTIN, 1991), ceux-ci sont cependant labiles à l'échelle de la dynamique forestière. Dans un profil d'humus de forme mull, apparemment en équilibre, le présent travail a montré que des micro-assemblages organo-minéraux sont constamment reconstitués par les vers de terre.

La persistance d'un peuplement de vers de terre en altitude, dans des fenêtres temporelles très étroites à l'intérieur du cycle sylvogénétique, implique une certaine faculté de colonisation de la part de ses populations. Cette contrainte est compatible avec les capacités de déplacement en surface de ces animaux (BOUCHÉ, 1976 ; LEE, 1985). Cependant, MAZAUD & BOUCHÉ (1980), MARINISSEN & VAN DEN BOSCH (1992) mettent en évidence que la colonisation de nouveaux habitats ou l'émigration à partir de zones surpeuplées est limitée à quelques mètres par an. La dynamique des populations de vers de terre est donc sous la dépendance d'une certaine structure de taille des éco-unités de la mosaïque forestière. Le maintien d'un peuplement complet de vers de terre peut être beaucoup plus aléatoire dans le cas d'une gestion forestière en futaie équienne (plantations).

L'origine même d'une dynamique simultanée de la forêt et des humus tient à la propriété qu'a une essence forestière de passer du statut de végétal herbacé (le jeune semis) à celui d'élément structurant et persistant de l'écosystème. Il y a exclusion mutuelle des différentes phases de croissance des arbres si elles génèrent des conditions impropres à l'installation et au développement des semis. C'est le cas dans les forêts de l'étage montagnard où l'épicéa induit par sa croissance l'élaboration d'un humus de forme moder défavorable à l'installation du semis. Ces conditions, ajoutées à la forte concurrence existant déjà entre les jeunes individus, réduisent à néant les possibilités d'installation de nouveaux individus et l'éco-unité garde ainsi son individualité. Enfin, au cours des stades adultes, l'activité fouisseuse des vers de terre sera progressivement rétablie avant même la chute des arbres. Le moteur de la dynamique est donc le changement de statut hiérarchique de l'arbre indiqué ci-dessus. La phase cruciale du cycle est donc celle qui conduit à l'installation d'une nouvelle génération (OLDEMAN, 1990). À ce stade, la végétation au sol tente de réinvestir le terrain (MAUBON, *et al.*, 1995). De l'issue de la confrontation entre végétation herbacée (mull) et lande à éricacées (mor) dépend l'évolution future de la forme d'humus, comme le présent travail l'a montré, et donc le renouvellement de l'écosystème forestier. L'issue de cette confrontation dépend de la taille de l'écounité biostatique au moment de la phase d'écroulement, étant donné que la propagation de la lande à éricacées se fait de proche en proche. Il est donc essentiel pour préserver les capacités de régénération naturelle de l'écosystème forestier de respecter son organisation en mosaïque.

L'étagement altitudinal des écosystèmes n'est pas principalement défini dans ce travail à l'aide de la composition floristique comme cela est classiquement le cas (GENSAC, 1970), mais en terme de mécanismes permettant le maintien des écosystèmes. La transition de l'étage montagnard à l'étage subalpin est caractérisée par une disparition des jeunes semis d'épicéas installés sur sol, l'épicéa ne conservant comme site de régénération que le bois pourri (PONGE, *et al.*, 1994), d'où une structure forestière très différente. Le présent travail a montré que la limite supra-forestière pouvait être interprétée comme le résultat de la confrontation entre lande et forêt. Cet affrontement s'observe en fait à des altitudes nettement plus basses. L'issue de cette compétition entre écosystèmes dépend essentiellement de la vigueur et de la cohérence du tissu forestier, qui dépend elle-même du climat (altitude) mais aussi de l'action de l'homme (pratiques sylvicoles). L'évolution des humus suivant la dynamique forestière et l'altitude aboutit à une modification progressive des mécanismes de décomposition de la matière organique du sol. Globalement, il se dégage deux phases dans la dynamique forestière : une phase de production végétale dominante (phase autotrophe) et une phase de décomposition domi-

Source : MNHN

nante de la matière organique produite au cours de la phase précédente (phase hétérotrophe). L'accroissement de l'altitude provoque la dissociation de ces deux phases dans l'espace et le temps.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie sincèrement monsieur le Professeur J.F. Ponge pour sa lecture attentive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1994.– Régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhizes. *Acta Botanica Gallica*, 141 : 551-558.

ANDRÉ, J. & GENSAC, P., 1989.– *Vaccinium myrtillus* et la régénération dans les pessières d'altitude : cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. *Acta Biologica Montana*, 9 : 135-142.

ANDRÉ, J., GENSAC, P. & GAUTIER, M., 1990.– La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. *Bulletin d'Écologie*, 21 : 51-61.

ANDRÉ, J., GENSAC, P., PELLISSIER, F. & TROSSET, L., 1987.– Régénération des peuplements d'épicéa en altitude : recherches préliminaires sur le rôle de l'allélopathie et de la mycorhization dans les premiers stades du développement. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 301-310.

BABEL, U., 1971.– Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma*, 5 : 297-324.

BABEL, U., 1975.– Micromorphology of soil organic matter. *In* : Gieseking, J.E. (Ed.), *Soil components, I Organic components*. Springer Verlag, Berlin : 369-473.

BAL, L., 1970.– Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma*, 4 : 5-36.

BAL, L., 1982.– *Zoological ripening of soils*. PUDOC, Wageningen : 365 p.

BERNIER, N., 1992.– *Modifications de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude*. Mémoire de DEA, Université d'Orsay: 80 p.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement biologique des humus et dynamique des forêts d'altitude*. Thèse de Doctorat, Université de Savoie: 208 p.

BERNIER, N., 1996.– Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant and Soil*, 178 : 1-28.

BERNIER, N., PONGE, J.F. & ANDRÉ, J., 1993.– Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (*Vaccinio piceatea*). Relation to forest dynamics. *Geoderma*, 59 : 89-108.

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *Comptes-Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris, serie 3, Sciences de la vie*, 316 : 647-651.

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26 : 183-220.

BLANDIN, P., BARBAULT, R. & LECORDIER, C., 1976.– Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bulletin d'Écologie*, 7 : 391-410.

BOUCHE, M.B., 1972.– *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris.

BOUCHE, M.B., 1976.– Étude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. - Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 13 : 261-281.

BRUN, J.J., 1978.– *Étude de quelques humus aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques. Classification morphogénétique*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Nancy : 111 p.

CLEMENTS, F.E., 1916.– *Plant Succession*. An analysis of the development of vegetation. The Carnegie Institution, Washington.

CROCKER, R.L. & DICKSON, B.A., 1957.– Soil development on the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall glaciers, South-Eastern Alaska. *Journal of Ecology*, 45 : 169-185.

DAHLBERG, A. & STENLID, J., 1994.– Size, distribution and biomass of genets in populations of *Suillus bovinus* (L. : Fr.) Roussel revealed by somatic incompatibility. *The New Phytologist*, 128 : 225-234.

DARWIN, C.R., 1881.– *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits*. John Murray and Co., London: 328 p.

DIMBLEBY, G.W., 1952.– Soil regeneration on the North-East Yorkshire moors. *The Journal of Ecology*, 40 : 331-341.

DUCHAUFOUR, P., 1968.– *L'évolution des sols. Essai sur la dynamique des profils*. Masson & Cie, Paris: 94 p.

EMMER, I.E., 1995.– *Humus form and soil development during a primary succession of monoculture* Pinus sylvestris *forest on poor sandy substrates*. Thèse de doctorat de l'Université d'Amsterdam: 135 p.

FLOWER-ELLIS, J.G.K., 1971.– *Age structure and dynamics in stands of bilberry* (Vaccinium myrtillus *L.)*. Department of Forest Ecology and Forest Soils, Royal College of Forestry, Stockholm, Research Note N° 9.

GALLET, C., 1992.– *Apports de la biochimie à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers : rôle des composés phénoliques dans une pessière à myrtille*. Thèse de Doctorat, Université de Lyon I. 279 p.

GALLET, C., 1994.– Allelopathic potential in bilberry-spruce forests : Influence of phenolic compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 20 : 1009-1023.

GENSAC, P., 1970.– Les pessières de Tarentaise comparées aux autres pessières alpestres. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes des Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel*, Zürich, 43 : 104-139.

GENSAC, P., 1990.– Régénération en altitude de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) sur les souches dans les Alpes françaises. *Annales des Sciences Forestières*, 47 : 173-182.

GENSAC, P., 1989.– Régénération de l'épicéa sur les terrassements des pistes de ski. *Bulletin de la Société Botanique Française*, 4 : 327-334.

GOURBIERE, F., 1982.– Pourriture blanche de la litière d'*Abies alba* Mill. I. Évolution de la litière sous l'action des basidiomycètes du genre *Collybia*. *Revue d'Écologie et de Biologie du sol*, 19 : 163-175.

GOURBIERE, F., 1983.– Pourriture blanche de la litière d'*Abies alba* Mill. II. Répartition spatiotemporelle et activité annuelle des Basidiomycètes du genre *Collybia*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 20 : 461-474.

GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & KLINKA, K., 1993.– *Towards a taxonomic classification of humus forms*. Forest Science Monograph N° 29.

Source : MNHN

HANDLEY, W.R.C., 1954.– *Mull and mor formation in relation to forest soils*. Forestry Commission, London, Bulletin N° 23.

HESSELMANN, H., 1926.– Studier över barrskogens humustäcke. *Meddedelanden från Statens Skogsforskningsanstalt* 22 : 169-552.

HESTER, A.J., MILES, J. & GIMMINGHAM C.H. 1991.– Succession from heather moorland to birch woodland. II. Growth and competition between *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* and *Agrostis capillaris*. *The Journal of Ecology*, 79 : 317-328.

JABIOL, B., BRETHES, A., PONGE, J.F., TOUTAIN, F. & BRUN, J.J. 1995.– *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy. 63 p.

JONGERIUS, A., 1963.– Optic-volumetric measurements on some humus forms. *In* : DOEKSEN, J. & VAN DER DRIFT, J. (Eds), *Soil Organisms*. North Holland, Amsterdam : 137-148.

KENDRICK, W.B. & BURGES, A., 1962.– Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia*, 4 : 313-344.

KLINKA, K., GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & LOWE, L.E., 1981.– *Taxonomic classification of humus form in ecosystems of British Columbia. First Approximation*. Province of British Columbia, Ministry of Forests, Land Management Report N° 8.

KUBIENA, W.L., 1953.– *The soils of Europe*. Murby and Company, London. 317 p.

KUIPER, L., 1994.– Architectural analysis of Douglas-fir forests. Thèse de doctorat de Wageningen Agricultural University, Wageningen, 188 p.

LACOSTE, A., 1984.– *Essai de synthèse sur les mégaphorbiaies subalpines* (Cicerbito-adenostyletum) *des Alpes occidentales et centrales*. Colloques phytosociologiques 12, Bailleul (1984).

LAVELLE, P., 1987.– Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 219-229.

LAVELLE, P., 1988.– Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6:237-251.

LAVELLE, P., 1994.– *Faunal activities and soil processes : Adaptive strategies that determine ecosystem function*. Congrès ISSS XV, Acapulco, Mexique.

LEE, K.E., 1985.– *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney. 411 p.

LIONS, J.C. & GOURBIERE, F., 1988.– Populations adultes et immatures d'*Adoristes ovatus* (Acarien, Oribate) dans les aiguilles de la litière d'*Abies alba*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 25 : 343-352.

MARINISSEN, J.C.Y. & VAN DEN BOSCH, F., 1992.– . Colonization of new habitat by earthworms. *Oecologia*, 91: 371-376.

MARTIN, A., 1991.– Short-term and long-term effect of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of a tropical savanna, on soil organic matter. *Biology and Fertility of Soil*, 11 : 234-238.

MAUBON, M., PONGE, J.F. & ANDRÉ, J., 1995.– Dynamics of *Vaccinium myrtillus* patchs in mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, 6 : 343-348.

MAYER, H., 1976.– *Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege. Ein Waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zur Umweltschutz*. Fischer Verlag, Stuttgart.

MAZAUD, D. & BOUCHE, M.B., 1980.– Introductions en surpopulation et migrations de lombriciens marqués. *In* : DINDAL, d.l. (Ed.), *Soil biology as related to land use practices. Proceedings of the VII international colloquium of soil zoology, Syracuse, 1979*. Environmental Protection Agency, Washington D.C.: 687-701.

MILES, J., 1979.– *Vegetation dynamics*. Chapman and Hall, London. 80 p.

MILES, J., 1985.– Soil in the ecosystem. *In* : FITTER, A.H. *et al.* (Eds), *Plants, Microbes and Animals. Ecological interactions in soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 407-427.

MÜLLER, P.E., 1889.– Recherches sur les formes naturelles de l'humus et leur influence sur la végétation et le sol. *Annales de la Science Agronomique Française et Etrangère*, 6 : 85-423.

NEWELL, K., 1984.– Interaction between two decomposer basidiomycetes and a Collembolan under Sitka spruce : distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biology and Biochemistry*, 16 : 227-233.

NIHLGÅRD, B., 1971.– Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. *Oikos*, 22 : 302-314.

NILSSON, M.C. & ZACKRISSON, O., 1992.– Inhibition of Scots pine seedlings establishment by *Empetrum hermaphroditum*. *Journal of Chemical Ecology*, 18 : 1857-1570.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology*. Springer Verlag, Berlin: 624 p.

OVINGTON, J. D. & MADGWICK, H.A., 1957.– Afforestation and soil reaction. *The Journal of Soil Science* 8 : 141-149.

PAGE, G., 1968.– Some effects of conifer crops on soil properties. *Commonwealth Forestry Review*, 47 : 52-62.

PAGE, G., 1974.– *Effect of forest cover on the properties of some Newfoundland forest soils*. Canadian Forestry Service, Department of the Environment, Publication N° 1332.

PETERS, R., NAKASHIZUKA, T. & OHKUBO, T., 1992.– Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 55 : 35-50.

PONGE, J.F., 1984.– Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 21 : 161-187.

PONGE, J.F., 1988.– Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. *Pedobiologia*, 31 : 1-64.

PONGE, J.F., 1991a.– Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil*, 138 : 99-113.

PONGE, J.F., 1991b.– Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma*, 49 : 33-62.

PONGE, J.F., ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie). *Revue Forestière Française*, 46 : 25-45.

ROMELL, L.G., 1932.– Mull and duff as biotic equilibria. *Soil Science*, 34 : 161-188.

ROMELL, L.G. & HEIBERG, S.O., 1931.– Types of humus layer in the forests of northeastern United States. *Ecology*, 12 : 567-608.

SAITO, T., 1966.– Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecological Review*, 16 : 245-254.

SARTZ, R.S. & HUTTINGER, W.D., 1950.– Some factors affecting humus development in the Northeast. *Journal of Forestry*, 48 : 341-344.

SCHAEFER, M., 1990.– The soil fauna of a beech forest on limestone : trophic structure and energy budget. *Oecologia*, 82 : 128-136.

SHAW, C. & PAWLUK S., 1986.– The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent material belonging to different textual

Source : MNHN

classes. *Pedobiologia*, 29 : 327-339.

SHIPITALO, M.J. & PROTZ, R., 1989.– Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma*, 45 : 357-374.

SOMA, K. & SAITO, T., 1983.– Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. II. Litter feeding and the breakdown by the woodlouse, *Porcellio scaber*. *Plant and Soil*, 75 : 139-151.

SPRUGEL, D.G., 1991.– Disturbance, equilibrium, and environmental variability : What is "natural" vegetation in a changing environment ? *Biological Conservation*, 58 : 1-18.

STANDEN, V., 1978.– The influence of soil fauna on decomposition by micro-organisms in blanket bog litter. *The Journal of Animal Ecology*, 47 : 25-38.

TAN, B.S., 1988.– *La régénération du sapin (*Abies alba *Mill.) dans le Jura : influence des facteurs physiques, édaphiques et biotiques sur les stades précoces du développement des semis.* Thèse de Doctorat, Université de Franche-Compté, Besançon : 127 p.

TOUTAIN, F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française*, 33 : 449-477.

TOUTAIN, F., 1987 a.– Les litières : Siège de systèmes interactifs et moteur de ces interactions. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 231-242.

TOUTAIN, F., 1987 b.– Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biology and Fertility of Soils*, 3 : 31-38.

VANNIER, G., 1987.– The porosphere as an ecological medium emphasized in Professor Ghilarov's work on soil animal adaptations. *Biology and Fertility of Soils*, 3 : 39-44.

WATT, A.S., 1947.– Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, 35 : 1-22.

ZACHARIAE, G., 1965.– *Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes*. Forstwissenschaftliche Forschungen N° 20.

ZINKE, P.J., 1962.– The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. Ecology 43,130-133.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Micromorphology of humus profiles was studied along an altitudinal transect across an alpine spruce forest (Macôt-La-Plagne, Savoie, France). Humus profiles were studied in relation to forest dynamics and earthworm populations. The forest showed a mosaic pattern corresponding to a space-time segregation of spruce stands of varying age. Thus forest dynamics could be studied synchronically. Changes in humus profiles were observed according to vegetation and elevation. Rapid changes accompanied and partly determined forest dynamics. Relationships between humus and vegetation were not only involved in the decomposition of organic matter but also in the establishment and growth of the root system. Forest regeneration was associated with the development of a mull humus form. Nevertheless, spruce growth induced abrupt changes in the organization of the humus profile, which turned into moder. In this context, ecosystem sustainability was reinforced by the regeneration of mull humus promoted by the earthworm *Lumbricus terrrestris* (L.). Vertical transfers and fine organo-mineral mixing were the main results of the earthworm's burrowing activity. Mull or moder properties could thus be explained by the intensity of these burrowing activities. *L terrestris* played a prominent role in the mull-building process (pioneer species) but this humus form was later on enriched by earthworm species with a more specialized food diet. A foodweb was described, involving *Lumbricus castaneus*, a litter-feeding species, *Aporrectodea icterica,* a mineral-feeding species and the two coprophagous species *Aporrectodea caliginosa* and *Aporrectodea nocturna.* Selectiveness of litter components was currently expressed in this mull foodweb, for example moss and roots were discarded compared with conifer needles. Disorganization of the earthworm biocenosis was mainly imputed to soil ionic unbalance accompanying tree growth. Within the forest cycle two phases could be distinguished. The autotrophic phase was characterized by the speeding-up of organic matter production and the decrease of decomposition processes. In contrast, the adult phase was mainly heterotrophic, given that photosynthetic activity was slower and that the bulk of the organic matter was incorporated into decomposition or humification processes. A modelization of mull and moder humus forms and their genetic linkages by dynamic processes was attempted. A prominent building process was the vertical transfer of organic matter undertaken by burrowing earthworms.

The forest mosaic could be partly explained by interactions between humus and forest vegetation. The aggregative properties of spruce stands where a driving force against the vegetative developpment of the bilberry heath. Considering for the high degree of intrication between forest and heath, the mechanisms explaining the upper forest limit have to be reviewed. We suggest the concept of a wide altitudinal belt of antagonism between forest and heath instead of a definite altitudinal borderline between these two ecosystems. This forest/heath competition could be observed far below the upper forest limit. The incompatibility between patches of spruce forest and ericaceous heath may be demonstrated at the montane level by the absence of forest regeneration inside gaps occupied by bilberry heath. This could be explained by the original humus form developed within the bilberry heath. Humus profiles under typical forest eco-units become thicker at higher elevations, due to slower rates of decomposition and incorporation of organic material into mineral matter. On the contrary, heath humus profiles become thinner with altitude. The upper forest limit has not only a physiological but basis is also related to the resilience of the entire ecosystem. The management of mountain forests is discussed in the light of these new concepts in forest ecology.

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (1) 1997 : 45-59

APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE DE L'ÉVALUATION D'ESPACES NATURELS - EXEMPLE DE L'APPLICATION DE LA DIRECTIVE HABITATS EN FRANCE -*

Jacques BARDAT, Farid BENSETTITI & Xavier HINDERMEYER

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Écologie et de Gestion de la Biodiversité, Service du Patrimoine Naturel - 57, rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05.

SUMMARY
(original scientific paper)

METHODOGICAL APPROACH TOWARDS AN ASSESSMENT OF NATURALS AREAS - EXAMPLE OF THE APPLICATION OF THE HABITAT DIRECTIVE IN FRANCE -
Within the framework of the implementation of the European Habitats and Wild Fauna and Flora Directive the Muséum National d'Histoire Naturelle developed its own method for assessing the natural areas of Community interest. This method is both simple and synthetic, and conforms to the criteria defined in the Directive (Annex III), but it also incorporates additional criteria such as vulnerability and typicality of those habitats, as well as the presence of rare or outstanding elements. However, the authors underlined the difficulties to use the European criteria. This enabled us first to assess each habitat type within the sites, and then each site within a given region. Over 1600 sites selected at the national level, have thus been classified within the following four categories: outstanding, very interesting, interesting or secondary sites. However, this method does not allow for an assessment of the size of those sites since it only considers the quality and importance of the habitats listed in the Directive, not their boundaries.

KEY WORDS: Assessment - Habitats Directive - Assessment criteria - Ecosystemic habitat - Specific habitat - Fauna - Flora.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans le cadre de la mise en œuvre de la directive européenne Habitats, le Muséum National d'Histoire Naturelle a été amené à mettre au point une méthode d'évaluation d'espaces naturels d'intérêt communautaire. Cette méthode, simple et synthétique, cadre au plus près avec les critères définis par la directive (annexe III) mais intègre également des critères complémentaires tels que la vulnérabilité, la typicité des habitats et la présence d'éléments rares ou remarquables. Cependant, les auteurs soulignent les difficultés d'utilisation de ces critères définis au niveau européen. La démarche a permis dans un premier temps, d'évaluer chaque type d'habitat au sein des sites puis chaque site au sein d'une région. Il a ainsi été possible de hiérarchiser plus de 1600 sites sélectionnés au niveau national en quatre catégories : sites remarquables, très intéressants, intéressants et secondaires. La méthode ne permet cependant pas d'émettre un jugement sur la dimension de ces sites puisqu'elle porte sur la qualité et l'importance des habitats de la directive présents, non sur la délimitation de ceux-ci.

MOTS CLÉS : Évaluation - Directive Habitats - Critères d'évaluation - Habitat écosystémique - Habitat spécifique- Faune - Flore.

INTRODUCTION

Peu de travaux, notamment en France, se sont penchés sur les problèmes de la bioévaluation d'habitats. En effet, il est à la fois difficile et délicat d'évaluer et de hiérarchiser des milieux naturels (GÉHU & GÉHU 1981a). Les premières tentatives d'évaluation globale sont récentes et reviennent d'abord à LUCAS (1973), BROSSELIN (1974), puis à BOURNÉRIAS, (1980), DUVAL (1981), TOMBAL & MÉRIAUX (1981), GÉHU & GÉHU (1981b, 1982). D'une manière générale ce type d'approche se heurte à de nombreuses difficultés. Parmi les plus importantes figurent la comparaison de sites regroupant des habitats très différents (pelouses, tourbières, landes, forêts...) et la gestion d'une masse considérable de données.

En outre, l'appréciation de l'intérêt biologique d'un site est assez subjective et tributaire d'un intérêt particulier. En fait l'exercice d'évaluation varie selon les objectifs visés.

* Manuscrit reçu le 5 juillet 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 13 janvier 1997.

Source : MNHN

Dans le cadre de la mise en œuvre d'une directive européenne, la directive Habitats[1], chaque État doit proposer une liste de sites qui constitueront à terme un réseau écologique européen cohérent de Zones Spéciales de Conservation dénommé "Natura 2000". Ce réseau devra "contribuer à assurer la diversité biologique par la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages sur le territoire européen des États membres". Il devrait permettre d'assurer le maintien ou le rétablissement dans un état de conservation favorable des habitats naturels et des espèces d'intérêt communautaire.

Une liste de 222 types d'habitats et de 632 espèces figurent respectivement dans les annexes I et II de la directive et la France est concernée par environ 170 habitats et 140 espèces (83 animales et 57 végétales). Parmi cette liste figurent des habitats et des espèces dits "prioritaires" pour lesquels l'Union Européenne porte une responsabilité particulière, en raison des dangers de disparition qui les menacent.

Afin de proposer au ministère de l'Environnement une liste de sites susceptibles d'être reconnus d'importance communautaire, le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) a été amené à évaluer un ensemble de sites ayant préalablement fait l'objet d'une sélection au niveau de chaque région administrative.

À cette fin, une méthode d'évaluation des sites, cadrant au plus près avec les critères définis par l'annexe III de cette directive, a été mise au point. Elle a permis d'analyser une masse de données très importante, diversifiée et offrant des degrés de précision très variés.

CRITERES D'ÉVALUATION DES SITES

La combinaison de plusieurs critères est souvent utilisée pour l'évaluation de zones naturelles (MARGULES & USHER, 1981). De même, la directive Habitats prévoit, dans son annexe III, une série de critères de sélection auxquels nous nous sommes conformés (COMMISSION EUROPÉENNE, 1995) tout en faisant appel à des critères complémentaires. On peut citer, par exemple, la vulnérabilité, notion très importante en matière de conservation, souvent assimilée à la fragilité (MARGULES, 1986), la possibilité de restauration du site et enfin la typicité et les aspects caractéristiques de l'habitat (présence d'éléments uniques ou rares).

De nombreuses approches d'évaluation ont été menées au niveau européen depuis les années 1960, utilisant des méthodes plus ou moins complexes, aux critères pléthoriques (VAN DER PLOEG, 1986). En revanche, les quelques expériences françaises s'appuient le plus souvent et d'une manière schématique sur les critères de rareté et de représentativité. C'est le cas de la méthode d'inventaire des aires à préserver en France (CARTAN, 1976), de l'inventaire des sites pour la directive oiseaux (MARION, 1982), de la sélection et de la délimitation des ZNIEFF[2] (BLANDIN, 1990) ou de l'inventaire des zones de grand intérêt pour la conservation des oiseaux sauvages dans la communauté européenne (THAURONT, 1990).

RAPPEL : LES CRITÈRES DE LA DIRECTIVE HABITATS (ANNEXE III)

Ces critères sont relatifs à l'étape 1, c'est-à-dire à l'évaluation de l'importance relative des sites pour chaque type d'habitat naturel de l'annexe I (que nous appellerons par souci de commodité "habitat écosystémique"[3]) et chaque espèce de l'annexe II ("habitat spécifique"). Pour éviter toute confusion, nous avons conservé l'intitulé original de ces critères tel qu'il est mentionné dans l'annexe III. Mais devant la difficulté d'emploi de certains de ces critères, une adaptation a été réalisée pour les rendre plus applicables, tout en restant aussi près que possible de leur sens d'origine.

Critères d'évaluation d'un site pour un type d'habitat naturel donné de l'annexe I

Degré de représentativité de l'habitat sur un site (R).– Ce concept global, souvent utilisé, correspond d'après le guide de sélection des SSSI[4] (NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1989 *in* BARNAUD, 1991) à un complexe de caractéristiques (typicité, diversité, taille, rareté...). Il est employé et convient surtout pour des territoires très vastes (continent, domaine biogéographique). Dans notre évaluation nous l'avons considéré comme une représentativité spatiale relative (donc fonction de la surface du site lui même). Par contre, la typicité et la rareté de l'habitat ont

---

(1) Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages (J.O.C.E. n°L 206/7 du 22 juillet 1992).

(2) Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique.

(3) La typologie utilisée est de type phytosociologique ; les groupements végétaux sont considérés ici comme les indicateurs les plus représentatifs du fonctionnement des écosystèmes et pour BÉGUIN *et al.* in LEFEUVRE & BARNAUD, (1988) "l'espèce végétale, et mieux encore l'association végétale, sont considérées comme les meilleurs intégrateurs de tous les facteurs écologiques responsables de la répartition de la végétation et de la distribution des paysages".

(4) Sites of Special Scientific Interest.

Source : MNHN

été intégrées respectivement dans "éléments d'évaluation complémentaire" et comme facteur contribuant à la notion de déterminant (*cf.* 2.3.1). Trois classes de représentation surfacique ont donc été retenues, représentant trois situations suffisamment contrastées. Ce système, à la fois simple dans son emploi et son exploitation, présente l'avantage de pouvoir en partie contrôler si l'estimation surfacique proposée est correcte (en croisant cette donnée avec le nombre d'habitats de l'annexe I présents sur le site considéré). En fonction de cela, la notation pour le critère "représentativité de l'habitat sur le site" sera :

- **1** : R < 20 % → **1** : représentativité significative (C)
- **2** : 50 % ≥ R ≥ 20 % → **2** : représentativité bonne (B)
- **3** : R ≥ 50 % → **3** : représentativité excellente (A)

Surface de l'habitat dans un site par rapport à la surface estimée de cet habitat au niveau national (S).– Compte tenu du faible niveau de connaissance dans ce domaine, de l'absence d'un référentiel national des habitats et de la méconnaissance généralisée des surfaces couvertes par les quelque 170 types d'habitats français concernés par la directive, nous avons considéré que l'emploi de la grille européenne conduirait, dans la plupart des cas, à classer les habitats dans le niveau **1** ou **2** sur avis d'experts locaux. Par rapport à cette grille initiale, présentant un fort déséquilibre entre le niveau **3** et les autres niveaux, nous retenons l'échelle suivante plus homogène :

- **1** : 1 % ≥ S	(C)	(> 100 sites)
- **2** : 5 % ≥ S > 1%	(B)	(100 sites maximum)
- **3** : 100 % ≥ S ≥ 5 %	(A)	(20 sites maximum)

Degré de conservation (Cv).– Selon le formulaire communautaire standard de données (commission européenne 1995), ceci concerne pour chaque habitat :

1- le degré de conservation de la structure
2- le degré de conservation des fonctions
3- les possibilités de restauration

Si ces trois sous-critères peuvent être évalués séparément, *in fine* c'est la synthèse des trois qui doit être formulée par une seule appréciation générale. Les deux premiers sous-critères sont indissociables, partant du principe que c'est l'appréciation globale d'un d'habitat par rapport à son état optimal estimé (structure et fonction) qu'il convient d'appréhender. Le troisième sous-critère sera repris séparément dans les "possibilités de restauration" (*cf.* Rt). En effet le principe de conservation s'applique à des habitats ou des espèces dont on veut maintenir les caractéristiques (écologiques, fonctionnelles, effectifs…), alors que le concept de restauration intervient lorsqu'il s'agit de remettre dans un bon état ces habitats ou ces espèces.

Vulnérabilité (V).– Elle permet d'apprécier la capacité de l'habitat à conserver dans l'avenir sa structure et ses fonctions face à des influences défavorables potentielles exogènes, voire déjà effectives. Ce critère complémentaire est retenu même s'il reste toujours controversé dans sa définition et, par contrecoup, dans son évaluation.

Le classement est le suivant :

- **1** : vulnérabilité forte
- **2** : moyenne
- **3** : faible

Pour justifier cette cotation, nous sommes partis du principe qu'une forte vulnérabilité devait attirer l'attention d'une manière accrue et donc, sans sanctionner l'habitat, permettre d'apprécier sa situation à moyen terme. Nous verrons que, dans l'évaluation finale, la forte vulnérabilité d'un habitat n'exclut pas de le considérer comme "déterminant", dans la mesure où d'autres critères sont pris en considération.

Possibilité de restauration (Rt).– Proposer que ce troisième sous-critère inclus dans le degré de conservation soit évalué de manière individuelle, se justifie dans la mesure où il peut faire intervenir des facteurs qui ne sont pas d'ordre strictement scientifique. Le niveau de ce critère est le résultat du croisement de la faisabilité sur un plan technique[5] et du coût de mise en œuvre.

- **1** : restauration difficile ou impossible
- **2** : restauration possible
- **3** : restauration facile

Éléments complémentaires d'évaluation (Ec).– Trois éléments sont considérés :

VI-1 - la typicité de l'habitat : elle est jugée par rapport à un état optimal de l'habitat (structure, composition et fonctionnement) et rend compte de l'aspect caractéristique ou non de l'habitat.

VI-2 - la présence d'éléments uniques ou rares : elle se rapporte à des espèces ou des situations écologiques originales (type de substrat, relief, limite d'aire…)

VI-3 - l'aspect remarquable de la combinaison des deux premiers éléments : il exprime la très grande valeur patrimoniale de l'habitat.

---

[5] Cette évaluation met en évidence le rôle prépondérant du jugement des experts locaux.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Grille d'évaluation synthétique des habitats. *Synthetic evaluation scale of habitats.*

CRITERES	GRILLE D'ÉVALUATION			COTATION PAR CRITERE			REMARQUES
	A	B	C	A	B	C	
I. Degré de représentativité surfacique de l'habitat sur le site **(R)**	> 50%	entre 20% & 50%	< 20%	3	2	1	
II. Surface relative / surface estimée au niveau national **(S)**	> 5%	entre 1% et 5%	< 1%	3	2	1	Souvent difficile à apprécier dans l'état actuel des connaissances
III. Degré de conservation **(Cv)**	fort	moyen	faible	3	2	1	
IV. Vulnérabilité **(V)**	faible	moyenne	forte	1	2	3	Evaluation complexe
V. Possibilité de restauration **(Rt)**	forte	moyenne	faible	3	2	1	
VI. Eléments complémentaires d'évaluation **(Ec)**				OUI	NON		
VI-1. Aspect caractéristique (typicité)				3	1		Une seule rubrique au choix
VI-2. Présence d'éléments uniques ou rares				2	1		
VI-3. Caractère remarquable de la combinaison de ces éléments **(VI-1 et VI-2)**				3	1		

Critères d'évaluation d'un site pour une espèce donnée de l'annexe II

Taille et densité de la population de l'espèce par rapport aux populations présentes sur le territoire national.– Ce paramètre est difficile à mesurer, voire même inadapté, puisqu'il repose sur la possession de données inaccessibles (l'état des populations sur l'ensemble des stations connues du territoire métropolitain) sauf rare exception. Les populations sont donc appréhendées de manière relative, selon une échelle à quatre niveaux permettant une estimation globale de l'importance des populations de l'espèce *in situ* (TAB. II) :

– Population abondante et dense : $100\ \% \geq p \geq 15\ \%$

– Population dispersée : $15\ \% \geq p \geq 2\ \%$

– Population à individus rares ou isolés : $p < 2\ \%$

– Population non recensée : p est indéterminé.

La connaissance actuelle de l'état des populations relativise la porté d'une telle échelle sachant que pour de nombreux groupes de végétaux, de poissons ou d'invertébrés l'évaluation des populations reste très hypothétique.

Degré de conservation des éléments de l'habitat important pour l'espèce considérée, et possibilité de restauration.– Il s'agit globalement de croiser sous la forme d'une seule réponse (conservation excellente, bonne, moyenne, ou réduite) divers éléments tels que : caractéristiques de l'habitat, besoins biologiques de l'espèce, dynamique des populations, viabilité des populations visées, et possibilité de restauration. Là encore, les difficultés sont évidentes et insurmontables pour la plupart des taxons de l'annexe II (particulièrement pour les invertébrés). Pour sortir de cette impasse scientifique et obtenir au niveau local une réponse offrant une certaine garantie, l'élément jugé appréciable et suffisamment intégrateur de l'ensemble de ces facteurs était l'estimation de l'évolution actuelle des populations dans le site (TAB. II).

Degré d'isolement de la population présente sur un site par rapport à l'aire de répartition naturelle de l'espèce.– La grille proposée par la directive est la suivante :

– A : population (presque) isolée
– B : population non isolée en marge de son aire de répartition
– C : population non isolée dans sa pleine aire de répartition

Source : MNHN

Elle renvoie implicitement à une notion subjective, l'isolement, qui doit être ici employé au sens large répondant au principe que plus une population est isolée, plus elle est fragile, et plus elle se trouve en marge de son aire de répartition naturelle. Selon cette grille, une espèce ne peut être isolée au sein de son aire. Or une espèce peut être relativement isolée au sein de son aire de répartition dans la mesure où celle-ci n'est jamais isotrope. La transcription cartographique de la distribution spécifique à grande échelle ne peut prendre en compte de manière fine les variations internes de densité liées aux facteurs écologiques (type de substrat, climat local, structure dominante de la végétation...).

Au niveau de l'inventaire national nous avons repris le gradient classique et simplifié des statuts biogéographiques, qui offre l'avantage de ne pas juger le degré d'isolement de manière aussi catégorique.

- 1 : taxon au sein de son aire (C)
- 2 : taxon en aire disjointe (B)
- 3 : taxon en limite d'aire (A)[6]

Comme pour les habitats de l'annexe I nous introduisons la "notion de vulnérabilité", qui s'apprécie à dire d'expert sur la base de l'état actuel des populations et des tendances qui sont décelables en fonction de la qualité du ou des milieux d'accueil.

Remarques générales.– L'ensemble de ces critères montre à l'évidence, et particulièrement pour les habitats écosystémiques que l'évaluation est très orientée vers une appréciation de la taille relative ou absolue de l'habitat et sur ce que l'on peut appeler son "état de santé". Elle laisse en revanche totalement de côté l'appréhension de la complexité (structurelle et fonctionnelle) des habitats et de leur variabilité écologique et richesse spécifique (biodiversité intrinsèque), dans le sens des travaux fondamentaux relatifs au concept d'écocomplexe (BLANDIN & LAMOTTE 1985, 1988) ; (BLANDIN, 1986, 1989). Cette dernière démarche aurait permis de mieux cerner les relations fonctionnelles et d'interdépendance entre les divers habitats appartenant à une même entité écologique (écocomplexe). Mais le manque de connaissances fondamentales, les délais de réalisation trop courts et le trop lourd investissement technique ne permettaient pas d'envisager cette approche.

Pour les espèces, dont les groupes retenus dans l'annexe II sont très divers, les critères d'évaluation des sites mentionnés dans l'annexe III ne sont pas opérationnels, et particulièrement inadaptés au cas de la faune. Pour certains d'entre eux (taille et densité des populations des espèces au niveau national) il est impossible de disposer d'une information objective de qualité scientifique suffisante. Ceci nous a conduits à adapter ces critères au contexte régional, pour les rendre plus opérationnels et réalistes.

TABLEAU II.– Grille d'évaluation synthétique des habitats spécifiques.
Synthetic evaluation scale of species.

CRITERES	GRILLE D'ÉVALUATION				COTATION PAR CRITERE				REMARQUES
	A	B	C	X	A	B	C	X	
I Taille et densité de la population dans le site/ aux populations présentes sur le territoire national	population abondante et dense	population dispersée	population à individus rares ou isolés	non recensé	3	2	1	1	Connaissances partielles et très hétérogènes suivant les groupes spécifiques considérés
II Degré de conservation des éléments de l'habitat importants pour l'espèce et possibilité de restauration	population en expansion dans le site	population stable dans le site	population en régression dans le site	indéterminée	3	3	2	1	Difficulté du suivi de l'évolution de l'état des populations par rapport à un état zéro de référence
III Degré d'isolement de la population dans le site / à l'aire de répartition naturelle de l'espèce	taxon endémique	taxon en limite d'aire	taxon en aire disjointe	taxon au sein de son aire	3	3	2	1	Jugé par rapport à la répartition actuelle de l'espèce en France et éventuellement pays limitrophes
IV vulnérabilité	forte	moyenne	faible	indéterminée	3	3	2	1	S'apprécie en fonction des contraintes locales (régionales), de l'état des populations, de l'exiguïté et de la fragilité de l'habitat (dynamique spontanée), liées au type de pressions humaines exercées

[6] Concernant les taxons endémiques (insulaire, de massif montagneux, de district chorologique sur le territoire national etc..), compte tenu de l'échelle à trois niveaux, nous avons dû les classer dans la troisième catégorie (A).

Source : MNHN

APPROCHE ADOPTÉE POUR L'ÉVALUATION DES SITES

L'évaluation a porté sur plus de 1600 sites présélectionnés au niveau régional par les CSRPN[7], à partir d'un inventaire initial qui en comptait près de 2000. Chacun de ces sites peut comporter jusqu'à 30 ou 40 habitats, sans compter ceux déclinés parfois jusqu'à un niveau plus fin que celui mentionné dans l'annexe I.

Compte tenu de l'abondance de la diversité de l'information, ainsi que du nombre de critères utilisés, le choix de la méthode s'est porté sur la mise au point de deux grilles standard d'évaluation : une pour les habitats écosystémiques et une pour les habitats spécifiques. Chaque grille reprend les critères de l'annexe III, auxquels ont été joints nos critères complémentaires (vulnérabilité, aspect caractéristique…). Le but était de ne désavantager aucun site, quel que soit son contenu en habitats écosystémiques ou spécifiques (le plus ou moins grand nombre d'habitats présents dans un site ne devant pas interférer avec l'évaluation de l'intérêt particulier de chacun).

L'évaluation est établie sur la base de deux niveaux d'analyse :

- une évaluation synthétique de chaque habitat au sein de chaque site ;
- puis une évaluation régionalisée des sites.

ÉVALUATION SYNTHÉTIQUE DES HABITATS

Habitats écosystémiques

Pour chaque habitat disposant de six critères indépendants, l'exercice consiste à lui attribuer une valeur unique. À cet effet une grille simple a été mise au point, qui permet de donner à chaque habitat une valeur globale d'intérêt à partir des notes qui lui ont été affectées pour chacun des critères. Cette diagnose s'appuie sur une échelle à quatre niveaux reprenant les propositions européennes :

- **X** : valeur indéterminée
- **1** : significative
- **2** : très significative
- **3** : excellente

Pour assurer une bonne vue d'ensemble de l'état de chaque habitat au sein des sites proposés, il est indispensable que les rubriques afférentes à ces critères soient toutes remplies dans les bordereaux rédigés au niveau régional.

Dans le cas contraire, et en fonction de l'importance du manque d'information, le niveau indéterminé est retenu (**X**). Cela ne signifie en aucune manière que l'habitat n'est pas digne d'intérêt, mais que les éléments indispensables à la diagnose ne sont pas disponibles.

Diagnose des habitats écosystémiques.– À l'issue de l'analyse, on dispose pour chaque habitat de six cotations (une par critère). Afin de maintenir l'homogénéité de la diagnose nous n'avons introduit pour aucune des six cotations de pondération préalable. Le résultat se résume à une seule note pouvant prendre les valeurs **1**, **2** ou **3**, selon les modalités suivantes :

- **1** si au moins quatre des critères ont obtenu la cotation **1**,
- **3** si au moins trois des critères ont obtenu la cotation **3**,
- **2** dans tous les autres cas.

Ainsi la note finale attribuée est le reflet de l'ensemble des cotations individuelles de chaque critère. Mais lorsque deux critères au moins ne sont pas cotés, l'habitat considéré n'est pas évalué, seule sa présence est indiquée (**X**).

Habitat écosystémique remarquable.– En plus de l'attribution de cette note globale, il est également tenu compte dans l'appréciation de chaque habitat de son éventuel "caractère remarquable"[8]. Celui-ci est acquis si, au moins quatre des six critères ont obtenu la cotation **3,** ou bien si l'habitat possède à la fois, un aspect caractéristique et des éléments uniques ou rares (critère Ec).

Habitats spécifiques

La grille est construite sur le même principe que la précédente, mais ne comporte que quatre critères. Le critère IV est représenté par la vulnérabilité des populations afférentes à chaque taxon identifié.

Diagnose des habitats spécifiques.– Le mode d'évaluation des habitats spécifiques est assuré selon le même principe que pour les habitats écosystémiques, mais la diagnose n'utilise, dans ce cas, que quatre critères cotés de **1** à **3**. Le tableau suivant résume les diverses combinaisons possibles de l'évaluation :

---

[7] Conseils Scientifiques Régionaux du Patrimoine Naturel.

[8] Caractère remarquable : Elément supplémentaire de prise en compte et de visualisation lors de la diagonalisation du tableau de composition écosystémique et spécifique des sites (TAB. IV).

Source : MNHN

COTATION PAR CRITERE					DIAGNOSE
1	1	1	n	→	1
2	2	2	n	→	2
1	2	2	3	→	2
1	1	2	3	→	2
3	3	n	n	→	3

n : variable prenant les valeurs 1, 2 ou 3

Quand moins de trois critères sont notés, l'espèce n'est pas évaluée (**X**) mais seulement notée comme présente.

ÉVALUATION RÉGIONALISÉE DES SITES PROPOSÉS (TABLEAUX III & IV)

Il a semblé plus concret, à ce stade de l'analyse, de présenter un exemple régional pour illustrer les étapes suivantes du développement de la méthode.

Le choix s'est porté sur une région test du domaine atlantique, région de taille moyenne et disposant d'un échantillonnage suffisamment large d'habitats et de sites.

L'analyse repose sur 44 sites comptabilisant au total 61 habitats et 28 espèces de la directive Habitats. Parmi les mieux représentés notons : les mégaphorbiaies, les groupements d'hydrophytes des lacs eutrophes naturels, la végétation flottante de renoncules les hêtraies à houx et if (*Ilici-Fagetum*) ou bien encore les landes (humides et sèches) et les prés salés atlantiques.

Une fois réalisée l'évaluation individualisée des habitats et des espèces au niveau de chaque site (à chaque habitat est attribué une note découlant de l'emploi des deux grilles d'évaluation, *cf. supra*) on procède à une approche intégrée conduisant à l'identification de groupes de site régionaux offrant de fortes affinités multi-écosystémiques s'inspirant de l'approche symphytosociologique des paysages végétaux (TUXEN, 1973, 1978; GÉHU 1976, 1977, 1987, 1988; GÉHU & RIVAS-MARTINEZ, 1981 et RIVAS-MARTINEZ, 1981).

Dans un premier temps, l'opération consiste à élaborer un tableau de contingence reprenant tous les sites régionaux proposés, afin de définir les divers groupes de sites identifiables en fonction de leur combinaison d'habitats écosystémiques. Cette première analyse cherche à regrouper les sites disposant en commun d'un maximum d'habitats (TAB. IV).

Cette diagonalisation est opérée manuellement pour les régions disposant de moins d'une centaine de sites; pour les autres, elle est facilitée par une analyse factorielle des correspondances et une classification ascendante hiérarchique des sites.

Dans la région test, cinq grands groupes de sites sont mis en évidence (TAB. IV) :

GROUPE **G1** : rassemble les 12 sites littoraux disposant de 23 habitats dominés par des complexes dunaires associant des prés salés, des groupements pionniers à Salicornes…

Un sous-groupe **G1a** (2 sites) possède, en plus des ensembles connexes tourbeux acides ou neutro-alcalins.

GROUPE **G2** : se compose de 7 sites cumulant 27 habitats associant des groupements végétaux acidiphiles (tourbières, landes, forêts, communautés rhéophiles…).

GROUPE **G3** : comporte 14 sites représentant 26 habitats et regroupant des complexes forestiers, des pelouses et marais neutro-calcicoles.

Un sous-groupe **G3a** (2 sites) dispose en plus de landes, d'éboulis siliceux et de forêts de ravin.

Un sous-groupe **G3b** (3 sites) se réduit à des pelouses calcicoles et forêts affines.

GROUPE **G4** : rassemble 11 sites ne disposant que d'espèces de l'annexe II. Ce groupe renferme diverses espèces dont l'évaluation est incomplète. Néanmoins, il est maintenu dans le tableau IV, pour illustrer les sites exclusivement choisis pour leurs "habitats spécifiques".

Dans un second temps, il s'agit, au niveau régional, de mettre en évidence le caractère déterminant des divers habitats, en tenant compte, à la fois de la qualité intrinsèque de chacun des habitats écosystémiques qui les composent, et du niveau de rareté de ceux-ci par rapport à l'ensemble des sites sélectionnés. Le statut d'habitat déterminant est attribué de la manière suivante :

• Les habitats représentés dans moins de 10 % des sites proposés sont toujours considérés comme déterminants, quelle que soit la note attribuée; ils représentent les éléments rares de la région, et les sites les incluant sont jugés particulièrement importants pour le futur réseau Natura 2000. On peut citer en exemple, les communautés littorales herbacées annuelles du *Thero-Airion*, les pelouses calcicoles sub-atlantiques xérophiles à orchidées, les forêts alluviales de l'*Alnion glutinosae-incanae*, les dunes grises thermo-atlantiques…

• Les habitats dont la fréquence est comprise entre 10 % et 20 % sont considérés comme déterminants :

– dans les sites où ils possèdent une note de 2 ou 3; les végétations annuelles pionnières à *Salicornia*, les dunes mobiles embryonnaires, les tourbières boisées ou bien les marais calcaires à *Cladium mariscus* et *Carex davalliana*

– ou bien quelle que soit leur note d'évaluation s'il s'agit d'habitats dits "prioritaires" (*cf.* Introduction).

Source : MNHN

TABLEAU III.– Tableau synthétique des habitats et espèces déterminants.
Synthetic table of determinant habitats and species.

EFFECTIF HABITAT	HABITAT (NOMENCLATURE DIRECTIVE-HABITATS)	EVAL. 3	EVAL. 2	EVAL. 1	INDÉT.	FRÉQUENCE
	37.7- Mégaphorbiaies des franges	4	11			15
	22.13- Lacs eutrophes naturels *(Magnopotamion ou Hydrocharition)*	2	9	2	1	14
	24.4- Végétations flottantes *(Ranunculion fluitantis)*	1	8	4	1	14
	41.12- Hêtraie à houx & if *(Ilici-Fagetum)*	1	12	1		14
	41.13- Hêtraie de l'*Asperulo-Fagetum*	1	11			12
	17.2- Végétations anuelles des laissés de mer	4	7			11
	31.11- Landes humides nord atlantiques à *Erica ciliaris*	2	9			11
	31.2- Landes sèches (tous les sous types)	2	9			11
	16.212- Dunes mobiles du cordon littoral à *Ammophila arenaria*	3	7			10
	15.13- Prés salés atlantiques *(Glauco-Puccinellietalia)*	4	6			10
10		**24**	**89**	**7**	**2**	**122**
	15.11- Végétations annuelles pionnières à *Salicornia*	4	5			9
	16.211- Dunes mobiles embryonnaires	1	8			9
	16.221- Dunes grises septentrionnales *(Galio-Koelerion)*	1	8			9
	44.A1/A4- Tourbières boisées	2	4	3		9
	34.32- Pelouses calcicoles sub-atlantiques xéroclines (orchidées)	7	1		1	9
	54.6- Dépressions sur substrat tourbeux *(Rhynchosporion albae)*	1	7			8
	17.3- Végétations vivaces des rivages de galets	2	5			7
	15.12- Prés à spartine *(Spartinion)*	5	2			7
	51.2- Tourbières hautes actives dégradées	2	5			7
	16.35- Roselières et Caricaies dunaires	3	3			6
	54.5- Tourbières de transition et tremblantes		6			6
	41.51- Vieilles chênaies acidiphiles à *Quercus robur*		3	3		6
	53.3- Marais calcaires à *Cladium mariscus* & *Carex davalliana*	1	5			6
	41.24- Chênaie du *(Stellario-Carpinetum)*	1	4	1		6
14		**30**	**66**	**7**	**1**	**104**
	13.2- Estuaires	3	2			5
	16.32- Pelouses pionnières des pannes		5			5
	16.227- Communautés herbacées annuelles *(Thero-Airion)*	1	4			5
	16.26- Dunes à *Salix arenaria*	3	2			5
	62.2- Végétations chasmophytiques silicicoles	1	4			5
	37.31- Prairies à molinie sur calcaires & argiles *(Eu-Molinion)*	2	3			5
	34.32- Pelouses calcicoles sub-atlantiques xeroclines		5			5
	34.33 - Pelouses calcicoles sub-atlantiques xéroclines (orchidées)	3	2			5
	18.21- Falaises avec végétation des côtes atlantiques et baltiques	1	2	1		4
	31.234- Landes sèches littorales à *Erica vagans* et *Ulex maritimus*.	1	2	1		4
	31.12- Landes humides sud-atlantiques à *Erica ciliaris* ou *tetralix*		4			4
	41.4- Forêts de ravins		3	1		4
	44.3- Forêts alluviales *(Alnion glutinoso-incanae)*	1	3			4
	38.2- Prairies mésophiles		4			4
	22.12 x (22.31 & 22.32)- Eaux oligotrophes *(Nanocyperetalia)*		3	1		4
	14- Replats boueux ou sableux	2	1			3
	54.2- Tourbières basses alcalines		2	1		3
	41.16- Hêtraies calcicoles *(Cephalanthero-Fagion)*	1	1	1		3
	34.33 - Pelouses calcicoles sub-Atlantiques xérophiles		2			2
	22.12 x 22.44- Eaux à Characées		1	1		2
	11.25- Banc de sable à faible couverture d'eau permanente		1	1		2
	16.25- Dunes à Argousier *(Hyppophae)*	1	1			2
	16.33- Bas marais dunaires		2			2
	16.225- Pelouses dunaires *(Mesobromion)*		2			2
	35.1- Formations herbeuses des *Nardetalia strictae*		1	1		2
	61.5- Eboulis médio-européens siliceux	1	1			2
	22.11x22.31- Eaux oligotrophes des plaines sableuses atlantiques		1	1		2
	16.222- Dunes grises thermo-atlantiques *(Euphorbion Helichrysion)*		1			1
	16.24- Dunes décalcifiées eu-atlantiques *(Calluno-Ulicetea)*		1			1
	61.1- Eboulis siliceux			1		1
	62.3- Végétations chasmophytiques sur dôme rocheux		1			1
	31.88- Formations à Juniperaies sur landes ou pelouses calcaires			1		1
	54.12- Sources pétrifiantes à formations tufeuses *(Cratoneurion)*		1			1
	65 (1)- Grottes		1			1

Source : MNHN

TABLEAU IV.– Tableau synthétique des habitats et espèces déterminants.
Synthetic table of determinant habitats and species.

EFFECTIF HABITAT	HABITAT ESPECE (NOMENCLATURE DIRECTIVE-HABITATS)	EVAL. 3	EVAL. 2	EVAL. 1	INDÉT.	FRÉQUENCE
	41.26- Chênaies du *Galio-Carpinetum*			1		1
	1- Grandes criques et baies peu profondes			1		1
37		**21**	**69**	**14**		**104**
	Callimorpha quadripunctaria		**1**		**23**	**24**
	Lucanus cervus		1		22	23
	Rhinolophus ferrumequinum				16	16
	Lampetra planeri		4		12	16
	Myotis myotis				15	15
	Cottus gobio	6			7	13
	Myotis emarginatus				12	12
7		**6**	**6**		**107**	**119**
	Rhinolophus hipposideros				10	10
	Triturus cristatus				10	10
	Salmo salar	2			8	10
	Euphydryas aurinia				8	8
	Lampetra fluviatilis				7	7
	Austropotamobius pallipes	3			4	7
	Myotis bechsteini				6	6
	Barbastella barbastellus				6	6
8		**5**			**59**	**64**
	Luronium natans				5	5
	Phoca vitulina				4	4
	Lutra lutra				4	4
	Petromyzon marinus	1			3	4
	Tursiops truncatus				3	3
	Halichoerus grypus				3	3
	Alosa alosa				2	2
	Alosa fallax				2	2
	Oxygastra curtisii				2	2
	Osmoderma eremita				**1**	**1**
	Coenagrion mercuriale				1	1
	Leucorrhina pectoralis				1	1
	Phocoena phocoena				1	1
13		**1**			**32**	**33**

Habitat ou espèce déterminant

Indét. habitat ou espèce ne disposant pas d'évaluation (seulement présence constatée sur le site)

• Les habitats les plus fréquents (fréquence > 20%) ne sont considérés comme déterminants que si leur note d'évaluation globale est de 3 (même s'ils sont prioritaires). Exemples, les mégaphorbiaies des franges, la végétation annuelle des laissés de mer, dunes mobiles du cordon littoral à *Ammophila arenaria*…

Sur ces bases, on peut mettre en évidence de manière aisée tout site ne disposant d'aucun habitat déterminant et/ou remarquable, donc ne requérant pas a priori le statut de site d'importance communautaire au titre des habitats écosystémiques (annexe I).

Pour les sites disposant à la fois d'habitats de l'annexe I et d'espèces de l'annexe II (et *a fortiori* pour ceux ne possédant pas d'habitat déterminant de l'annexe I) les espèces de l'annexe II peuvent également être déterminantes lors de l'évaluation. Comme pour les habitats, les conditions varient avec la fréquence de ces espèces dans les sites d'une région :

– Les espèces présentes dans 10 % au plus des sites proposés sont toujours considérées comme déterminantes. Exemples : *Phocoena phocoena*, *Osmoderma eremita*, *Lutra lutra*, *Luronium natans*…

– Les espèces dont la fréquence est comprise entre 10 et 20 % sont considérées comme déterminantes :

– dans les sites où elles ont une note de 2 ou 3 ; *Salmo salar* et *Austropotamobius pallipes ;*

– ou bien quelle que soit leur note s'il s'agit d'espèces prioritaires.

– Les espèces dont la fréquence est supérieure à 20 % ne sont considérées comme déterminantes que si leur note est de 3.

Exemple : *Cottus gobio*.

Source : MNHN

Les sites ne disposant que d'espèces de l'annexe II (TAB. IV, sites de 34 à 44) sont évalués aussi pour chacune des espèces qu'ils abritent (grille d'évaluation spécifique). Les fréquences des espèces sont calculées en rapportant le nombre de sites les abritant à l'ensemble du contingent régional (sites-habitats et sites-espèces).

Les habitats prioritaires et les espèces prioritaires sont considérés comme déterminants[9], quelle que soit leur note d'évaluation, si leur fréquence régionale est inférieure ou égale à 20 %.

Dans un troisième temps de l'évaluation, après la mise en évidence des habitats et des espèces déterminants, la sélection vise à retenir une gamme aussi complète que possible de sites couvrant la diversité écosystémique et/ou spécifique régionale.

Plusieurs critères peuvent motiver la sélection d'un site :

a) Présence d'espèces ou d'habitats déterminants en proportion significative pour la catégorie de sites à laquelle appartient celui étudié (catégorie définie par une affinité écosystémique ou spécifique).

b) Localisation du site dans un contexte biogéographique (terroir ou région naturelle de référence) tel qu'il puisse avoir un rôle significatif dans un réseau potentiel de conservation de chacun des habitats pour lesquels il a été sélectionné (habitats remarquables).

c) Présence d'éléments complémentaires originaux (faune, flore, substrat ou relief particulier...), dans le cas des sites dont les habitats ou les espèces de la directive sont présents dans l'ensemble ou une partie significative d'un territoire biogéographique (sous-district, district, domaine)[10].

La méthode permet de retenir au moins un exemplaire de chaque type d'habitat à son niveau de variabilité le plus fin possible, ainsi qu'une série cohérente et complète de sites à combinaison écosystémique et spécifique variable.

Dans un quatrième temps, les sites sont affectés à une de ces quatre catégories ci-dessous, ce qui constitue leur évaluation finale. L'ensemble des éléments du diagnostic mis en œuvre dans les étapes précédentes se trouvent ainsi globalisés. Cette typologie graduelle répond au principe même d'une évaluation qui reste un compromis entre la synthèse des critères de l'annexe III et l'appréciation des experts de terrain.

• **Site remarquable** (***). Deux cas peuvent se présenter :

- soit un espace disposant d'un contingent d'habitats très important et/ou espèces de la directive, accueillant en général un fort effectif spécifique connexe (hors annexe II) et formant un écocomplexe de grande dimension et de très haute valeur écologique. On peut citer le cas du site n° 12 (TAB. IV), site exceptionnel par sa diversité spécifique (16 espèces de l'annexe II) et sa gamme très étendue sur plus de 41,000 ha de marais plus ou moins tourbeux (mégaphorbiaies, tourbières), représentant plus de 18 habitats dont plus de la moitié sont remarquables.

- ou bien un espace possèdant un contingent plus ou moins réduit d'habitats ou espèces à caractère exceptionnel par leur originalité, l'importance de leurs effectifs, ou le caractère d'unicité à une échelle spatiale variant selon les taxons ou habitats considérés (région naturelle, district, domaine biogéographique, pays entier). Le site n° 13 (TAB. IV) est un bon exemple avec sept habitats écosystémiques dont plusieurs appartiennent à un système tourbeux remarquable (tourbière boisée, tourbière neutro-alcaline...) et trois espèces, parmi lesquelles *Petromyzon marinus,* espèce déterminante.

Dans la région test, 29 % des sites sont considérés comme remarquables, un chiffre proche de la moyenne nationale (27 %).

• **Site très intéressant** (**)

Espace disposant d'habitats ou d'espèces caractérisant particulièrement bien tout ou partie d'un terroir intra ou interrégional de haute valeur écologique. Le cortège spécifique connexe ou associé peut être remarquable (taxons en limite d'aire ou rares, fort contingent spécifique ou effectifs importants). A titre d'exemple, le site n° 28 (TAB. IV), est composé de milieux diversifiés et abrite une des meilleures rivières à truite de mer de France. C'est ce type de site qui devrait constituer l'armature du réseau.

---

[9] Le caractère déterminant découle d'une méthode analytique relative. Il ne constitue donc pas un statut absolu, sans lequel l'habitat ne peut être pris en considération, mais il permet de le situer par rapport au même type d'habitat dans un autre site. Pour les habitats rares, le statut de déterminant est indépendant de la cotation 1, 2 ou 3.

[10] Pour les points (b) et (c), l'avis formulé pour chaque site par les experts revêt une grande importance pour l'évaluation finale. En effet, celle-ci est le résultat du croisement entre l'identification des éléments déterminants présents sur le site et l'avis motivé des experts (exprimé dans les commentaires accompagnant la présélection régionale des sites). Les points (b) et (c) assurent la justification biogéographique du choix des sites en tenant compte de facteurs complémentaires : présence d'habitats et espèces de la directive ; présence d'autres éléments remarquables du patrimoine français (faune, flore, autres habitats écosystémiques) également révélateurs d'une biodiversité élevée.

Source : MNHN

TABLEAU IV.– Composition écosystémique et spécifique des sites. *Ecosystemic and specific composition of sites.*

Numéro de sites	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Evaluation globale	••	•••	•••	••	••	••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•	••	•	•••	•••	•••	•••	•••	••	••	••	•	••	••	••	••	•	•••	••	••	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦
Groupe	← G1 →												← G2 →							← G3 →															← G4 →									
Sous-groupe											G1a									G3a											G3b													
Végétations annuelles de laissé de mer	2	3	3	2	2	3	2	3		2	2	2																																
Végétations vivaces des rivages de galets	2	2	3	2	2	3			2																																		
Falaises avec végétation des côtes atlantiques		1				2		3	2																																		
Végétations annuelles à Salicornes	2	2	3		2		3	3	3		2	2																																
Près à Spartine *(Spartinion)*		2			3		2	3	3		3	3																																
Près-salés atlantiques *(Glauco-Puccinellietalia)*	2	2	2	2	2		3	3	3		3	2																																
Dunes mobiles embryonnaires	2	3	2	2			2	2	2	2	2																																	
Dunes blanches à *Ammophila arenaria*	3	3	2	2	2		2	3	2	2	2																																	
Dunes fixées du *Galio-Koelerion albescentis*	2	2	2	2	2		2	2		3	2																																	
Roselières et Caricaies dunaires	2			3			2	3	2	3																																	
Landes sèches littorals à *Erica vagans*			1			2		3			2																																
Estuaires					2		3	3			2	3																																
Pelouses pionnières des pannes				2	2		2	2		2																																	
Dunes à *Hyppophae rhamnoides*					2			3																																			
Grandes criques et baies peu profondes						2																																				
Bancs de sable			1				2																																			
Replats boueux ou sableux exondés		2							3			3																															
Dunes grises du *Thero-Airion*						2	2	3		2	2																																
Dunes à *Salix arenaria*							3	3	2	3	2																																
Bas marais dunaires							2	2																																			
Dunes grises de l'*Euphorbion Helichrysion*							2																																			
Dunes fixées décalcifiées *(Calluno-Ulicetea)*										2																																
Dunes grises fixées du *Mesobromion*									2	2																																
Eaux oligotrophes atlantiques				2											1																											
Eaux à Characées										2							1																									
Tourbières boisées			3								2	1	3	2		1	2	2	1																						
Dépressions sur substrat tourbeux (*Rhynchosporion albae*)									2		2	2	3		2		2	2	2																						
Tourbières hautes dégradées											2	3	3	2			2	2	2																						
Tourbières de transition											2	2	2		2	2		2																							
Vieilles chênaies sur sable											2	1	1		1			2	2																						
Eaux oligotrophes *(Nanocyperetalia)*											2	2						2	1																						
Landes humides sud-Atlantiques											2						2		2													2										
Landes humides nord atlantiques	2										2	2		2	2	2	2	2	2	3	3																				
Végétations chasmophytiques silicicoles																	2	2	2	3	2																				
Formations herbacées sur substrats siliceux *(Nardetalia strictae)*																	1			2																				
Eboulis siliceux																	1																								
Grottes																				2																				
Eboulis médio-européen siliceux																				3	2																				
Végétations chasmophytiques sur dôme rocheux																					2																				
Forêts de ravins																				2	1	2	2																	
Forêts alluviales																				3	2	2		2																
Lacs eutrophes										2		3	2	2	1	2		2		3		1		2		2	2													
Végétations flottantes *(Ranunculion fluitantis).*											2			2	1	2	2	2	1	3	2	1		2		2													
Marais à *Cladium*										2	2	3			2								2				2													
Tourbières basses alcalines											2				1													2												
Mégaphorbiaies	2			2		3					2	2	3		2		2	2		3				2			2	3	2	2									
Landes sèches tous types												2			2	2	2	2	2	3	3	2			2	2													
Hêtraies à Ilex *(Ilici-Fagetum)*						2						1			2	2	2	2	2	2	3	2		2	2	2		2											
Hêtraies de l'*Asperulo-Fagetum.*															2	2		2	2	2	3	2	2	2		2	2												
Chênaies du *Stellario-Carpinetum*															2			2		3		2		2			1												
Prairies à molinie													3	3						2							2		2										
Prairies mésophiles																	2			2							2	2											
Matorrals arborescents (Juniperaies)															1																								
Chênaies du *Galio-Carpinetum*															1																								
Pelouses Calcicoles sub-atlantiques xéroclines			2																	2			2						2	2								
Pelouses Calcicoles semi-sèches sub-atlantiques (orchidées)																				3		3		3	3		2				3	3	3						
Pelouses calcaires sub-atlantiques xérophiles																							2				2												
Pelouses Calcicoles sub-atlantiques xérophiles (orchidées)																				3		3									3	2	2						
Formations tufeuses du *Cratoneurion*																														2									
Hêtraies calcicoles du *Cephalanthero-Fagion*																												2			3	1							
Espèce																																							
Callimorpha quadripunctaria		X			X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X						
Lucanus cervus		X						X		X	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X					
Lampetra planeri								X			X			X			X	X		X	X	X		X			X								X	X	X	X	X	X
Cottus gobio														X			X			X	X	X		X											3	X	X	X	X	X
Salmo salar							X		X		X									X	X			X												3	X	X	X		
Rhinolophus ferrumequinum	X	X			X	X		X			X			X		X					X	X		X			X											X	X	X	X
Myotis myotis	X	X			X	X		X			X			X		X					X			X			X											X	X	X	X
Myotis emarginatus					X			X						X		X					X	X		X			X											X	X	X	X
Rhinolophus hipposideros						X		X						X		X					X	X		X			X											X	X		X
Triturus cristatus	X					X				X	X	X		X			X				X			X			X								X						
Euphydryas aurinia												X		X	X		X				X					X	X				X										
Austropotamobius pallipes																	X	X		X	X														X	X	X			
Lampetra fluviatilis								X			X	X								X	X	X														X					
Halichoerus grypus			X			X	X																																		
Tursiops truncatus			X				X		X																																
Phoca vitellina			X				X		X			X																													
Lutra lutra									X			X									X					X															
Petromyzon marinus									X			X									X														3						
Luronium natans											X	X	X		X		X																								
Alosa alosa									X			X																													
Alosa fallax									X			X																													
Myotis bechsteini															X							X				X												X	X	X
Barbastella barbastellus															X						X					X												X	X	X
Oxygastra curtisii																	X				X																			
Phocoena phocoena									X																																
Osmoderma eremita															X																										
Coenagrion mercuriale												X																													
Leucorrhina pectoralis																	X																								

Habitat ou espèce déterminant — Habitat remarquable — X : Habitat ou espèce non évalué

Source : MNHN

47 % des sites de la région test appartiennent à ce groupe, alors qu'ils représentent 53 % des sites présélectionnés au niveau national.

• **Site intéressant** (*)

Espace possédant un ou plusieurs habitats ou espèces caractérisant une région naturelle ou un terroir, ainsi qu'une petite proportion d'habitats déterminants avec éventuellement un caractère remarquable. L'affectation d'un site à cette catégorie peut également résulter d'un manque d'information ou d'originalité, ou de la présence d'habitats dégradés. Exemple du site n° 14 (TAB. IV) C'est une tourbière haute dégradée de surface réduite (12 ha) en mauvaise état de conservation.

Au niveau national, 16 % des sites font partie de cette catégorie et 13 % pour la région test.

• **Site secondaire** (°)

Sont classés dans ce groupe, les sites disposant d'un contingent assez modeste d'habitats ou d'espèces répandus à l'échelle locale et ne présentant pas suffisamment d'éléments déterminants ou remarquables. Mais aussi, plusieurs sites ne possèdent pas assez d'informations pour une bonne évaluation, en particulier les sites spécifiques n° 41, 42, 43 et 44, relatifs aux gîtes à chiroptères. C'est l'absence d'information quantitative relative aux effectifs et une argumentation insuffisante qui ne permet pas de les classer dans une autre catégorie.

C'est pour cette raison que les sites secondaires représentent 11 % de l'échantillon régional contre seulement 4 % au niveau national.

Au niveau national les résultats de la méthode appliquée aux 1623 sites proposés, nous ont permis de mettre en évidence une hiérarchie en quatre catégories de sites d'importance graduelle, 453 sites remarquables, 863 sites à ensemble très intéressant, 252 sites intéressants et 55 sites secondaires, ce classement nous paraît répondre au mieux à la fois à la synthèse des critères de l'annexe de la directive et à l'évaluation demandée par le ministère de l'Environnement.

INTÉRETS ET LIMITES DE LA MÉTHODE

Au niveau des habitats

Chaque type d'habitat décrit au sens de la directive possède une certaine variabilité, et se trouve en fait constitué par l'agrégation d'un ensemble de communautés ; un habitat du rang d'une association végétale, par exemple, peut être détaillé en sous-associations, variantes. Bien que le choix de la typologie phytosociologique soit judicieux pour définir cette "entité écologique" susceptible d'être évaluée, il n'en reste pas moins que l'unité de référence (association) n'est pas prise systématiquement en compte pour l'ensemble des habitats de la directive. Les niveaux de perception syntaxonomiques restent donc très hétérogènes. Ainsi, on trouve, par exemple au même niveau de la classification CORINE Biotope[11] une association (la Chênaie du *Galio-Carpinetum* - **41.26**), une alliance (les forêts de ravin du *Tilio-Acerion* - **41.4**) et une classe (landes sur dunes du *Calluno-Ulicetea* - **16.24**) (BARDAT, 1993 ; RAMEAU, 1993 ; MÉDAIL, 1994). En effet la connaissance ponctuelle ou partielle des syntaxons ou l'absence de référentiel syntaxonomique européen, outil de base pour ce type d'approche reste un handicap important difficile à surmonter.

Certains habitats de la directive correspondent à un niveau d'agrégation élevé, tels que les tourbières, les pelouses, ou les marais. Il s'agit de systèmes complexes qui peuvent englober plusieurs associations végétales différentes avec une grande variabilité sur le terrain. L'expression et la prise en compte de cette richesse ne peuvent être effective que par une meilleure connaissance syntaxonomique à une échelle spatiale relativement restreinte (district ou secteur phytogéographique). Une évaluation des sites à une échelle géographique plus vaste condamnerait la méthode à gommer ces ensembles patrimoniaux de référence. Ceci est probablement une des difficultés majeures à laquelle sera confrontée l'Union européenne, si l'évaluation à ce niveau supranational ne repose pas au préalable, dans chaque pays, sur une méthode intégrant la variabilité interne des habitats.

Au niveau des sites

L'approche des sites à travers les terroirs ou régions naturelles dont ils relèvent à permis de constater que de nombreuses régions ou petits groupes de régions contiguës disposent d'ensembles naturels ou semi-naturels sans équivalent ailleurs : vallées des grands fleuves, zones palustres, exemple de la Baie du Mont-Saint-Michel, grands estuaires ou deltas (Seine, Loire, Gironde, Camargue). L'évaluation des sites prend une importance particulière à travers son souci permanent de mettre en relief toute l'originalité de ces espaces.

Les sites représentent des espaces de dimensions et de formes extrêmement variées, allant des types plus ou moins étendus (complexe dunaire, massif montagneux) jusqu'à des types très ponctuels (grotte) en passant par des types éclatés à divers niveaux de fragmentation et éléments de taille diverses, ou encore les systèmes linéaires (cours d'eau) ou fractalisés (chevelu en éventail de tête de bassin versant).

---

[11] CORINE Coordination of Information on the Environment = CORINE-Biotopes est un référentiel typologique des habitats de l'Union Européenne.

Source : MNHN

Tous ces types de sites résultent d'une logique territoriale se référant à des réalités géologiques, géomorphologiques, climatiques, hydrologiques, etc. Mais ils répondent aussi à la nécessité d'englober des ensembles plus ou moins fonctionnels au regard des habitats qu'ils accueillent, et non une simple juxtaposition d'éléments hétéroclites. Cette démarche fut appliquée dès de début du repérage des futurs sites proposés au niveau des régions. Par la suite, lors de l'évaluation, les analyses diagonalisées ont confirmé dans ses grandes lignes la cohérence des combinaisons écosystémiques des sites sélectionnés. Cette même logique a été appliquée au cas des habitats d'espèces, malgré les difficultés inhérentes à leurs caractérisations écologiques.

Dans de nombreux cas, la définition des sites en fonction de ces concepts de fonctionnalité écologique à conduit à englober des habitats ne relevant pas de l'annexe I, ou bien dont l'intérêt intrinsèque n'a pas été jugé suffisant au regard de la directive (habitats trop petits, dégradés…).

De ce fait, le cumul des surfaces relatif aux habitats les plus importants représente souvent une fraction de la totalité de l'aire de ces sites. Il convient néanmoins d'être extrêmement prudent vis-à-vis de ce problème, car si les limites d'habitats de l'annexe I peuvent être relativement aisées à cartographier, il n'en est pas de même pour les habitats d'espèces de l'annexe II. Tout particulièrement pour la faune, l'entreprise devient plus difficile (voire utopique) pour de multiples raisons dont les plus triviales sont :

– la mobilité des espèces ;

– des niches écologiques aux caractéristiques bien particulières, en relation avec une répartition souvent diffuse des individus qui se trouvent également en disjonction spatiale ou temporelle avec les habitats de l'annexe I ;

– l'existence de corridors de transfert (entre zones de nourrissage ou de chasse et zones de repos ou de reproduction).

Pour beaucoup d'espèces animales présentes dans les sites composites (incluant habitats écosystémiques et habitats spécifiques) l'étendue des territoires ne peut plus être appréciée de manière stricte, mais suppose des études éthologiques poussées et un niveau de connaissance encore insuffisant pour beaucoup de sites. Par ailleurs, les niches écologiques d'espèces peuvent comporter des dimensions autres que simplement spatiales, liées notamment à des facteurs structuraux et temporels (éventuellement périodiques). Il a bien fallu admettre la prise en compte de ces aspects fondamentaux dans la définition de nombreux sites.

La méthode d'évaluation telle qu'elle est conçue, permet d'appréhender globalement la qualité des habitats et des combinaisons plus ou moins remarquables qu'ils forment. Mais elle ne peut s'étendre à l'expertise relative à la forme ou à l'étendue des sites identifiés. Il s'agit là d'une approche nettement plus complexe nécessitant la mise en œuvre de moyens touchant à la connaissance précise des écosystèmes (organisation spatiale, relations fonctionnelles…).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but premier de cette approche méthodologique était d'établir une liste hiérarchisée de sites susceptibles d'être reconnus d'importance communautaire, tout en se pliant aux contraintes conceptuelles au travers d'un certain nombre de critères de sélection (annexe III) qui ne répondent qu'à la problématique d'évaluation de la directive Habitats.

Cette méthode explore un champ de recherche encore mal développé, notamment en France où très peu d'études ont été réalisées. L'originalité de cette approche réside dans l'application de concepts mettant en jeu des objets complexes (sites, habitats et espèces) et sous tendue par une démarche écosystémique globale. En outre, par le biais d'une échelle typologique à nombre de niveaux restreint (quatre) basée sur des contingents de déterminants et une position biogéographique relative, elle évite l'attribution d'indice unique pour chaque site. Elle autorise ainsi une certaine latitude d'interprétation indispensable lorsque l'on analyse des ensembles aussi divers.

Des questions fondamentales subsistent quant à l'hétérogénéité des éléments factuels servant de données de base. Ainsi peut-on déplorer l'absence d'un référentiel de l'ensemble des habitats écosystémiques français à un niveau élémentaire précis (association phytosociologique) qui aurait permis une approche plus homogène mais beaucoup plus longue à mettre en œuvre. En outre certains habitats de la directive qui ne possèdent pas toujours de couverture végétale, relèvent d'une typologie différente (glaciers, bancs de sable, estuaires, grottes…) et donc l'évaluation devrait s'appuyer sur des critères plus adaptés.

De même la notion de sites, ne peut se résumer à une simple ou unique juxtaposition d'écosystèmes ou d'espèces présélectionnés. La cohérence écologique des espaces identifiés s'avère indispensable (cohérence de proximité, de fonctionnalité et de complémentarité), selon le concept d'écocomplexe ou macro-écocomplexe (BLANDIN & LAMOTTE 1988) même si le contour et le contenu sont d'abord conditionnés par l'emprise des habitats de la directive, cela dans le sens d'un sigmetum ou d'un géosigmetum (GÉHU 1988). Ceci a conduit à admettre pour ces sites la notion "d'enveloppe de référence", résultat de l'emboîtement des divers contours des habitats élémentaires et fonctionnels, mais incluant aussi

Source : MNHN

des espaces interstitiels plus ou moins importants. Ceux-ci sont d'intérêt intrinsèque très inégal, pouvant pour partie s'avérer indispensables au fonctionnement de l'ensemble.

Il faut reconnaître que certains sites de plus ou moins grande dimension mettent en évidence la nécessité de l'approfondissement des connaissances relatives à la cartographie des habitats écosystémiques. Leur étendue, répartition et mode d'agrégation devront être précisés pour pouvoir définir les unités écologiques fonctionnelles.

Sur ces aspects précis (contours et surface), la méthode d'évaluation ne permet pas de porter un jugement de valeur. Ce n'est d'ailleurs pas son but, puisqu'elle porte sur la qualité et l'importance des habitats de la directive présents dans les sites, non sur la délimitation de ceux-ci. La définition des contours relève donc de la responsabilité des experts en charge des propositions de sites au niveau des régions, où sont intégrées toutes considérations relatives à l'exploitation des espaces concernés (usages agricoles, sylvicoles, et autres). Il est probable qu'il y aura des différences notables entre l'enveloppe de référence résultat d'une synthèse des exigences écologiques globales et le contour définitif, produit des exigences sociales et économiques.

BIBLIOGRAPHIE

BARDAT, J., 1993.– *Guide d'identification simplifié des divers types d'habitats naturels d'intérêts communautaires présents en France métropolitaine. Essai de correspondance entre codes Corine-biotope de l'annexe I de la directive-Habitats et la nomenclature phytosociologique sigmatiste.* Secrétariat Faune-Flore. Muséum National d'Histoire Naturelle : 56 p.

BARNAUD, G., 1990.– *Synthèse bibliographique des typologies zones humides : application aux réserves naturelles de France.* Rapport inédit. Secrétariat d'Etat à l'environnement, DPN, Muséum National d'Histoire Naturelle.

BARNAUD, G., 1991.– *Critères d'évaluation en conservation de la nature : synthèse bibliographique*. Etude réalisée pour le compte du Ministère de l'Environnement, D.P.N. Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Muséum National d'Histoire Naturelle : 97 p.

BLANDIN, P., 1986.– Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17 : 215-307.

BLANDIN, P., 1989.– *ECOZONES. Etude de faisabilité de la définition d'indicateurs de l'état de santé des écozones*. GEPANA. S.F.F. Muséum National d'Histoire Naturelle. pp. 30.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1985.– Écologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. *In* LAMOTTE, M. (ed), *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire.* Masson Ed. Paris : 139-162.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1988.– Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bull. Ecol.*, 19 : 547-555.

BOURNERIAS, M, 1981.– Les critères de cotation des milieux naturels utilisés dans l'inventaire écologique du département de l'Aisne. *In* GÉHU, J.M. & PELT, J.M. (eds), *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotique*. Institut Européen d'Écologie, Metz : 69-74.

BROSSELIN, M., 1974.– Échelle de cotation des espaces naturels. *Courrier de la Nature*, 30 : 66-72.

CARTAN, M., 1976.– *Inventaires des aires à préserver en France. Méthodologie, formulaire et fichier expérimental.* Rapport inédit CTGREF. Université de Bordeaux II, CNRS, Ministère de la Qualité de la Vie et de l'Environnement : 109 p. + annexes.

DUVAL, J., 1981.– Adjonction d'un critère "M" (valeur écosystémique d'un milieu) à l'échelle de cotation des milieux naturels de Lucas. *In* GÉHU, J.M. & PELT, J.M. (eds), *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotique.* Institut Européen d'Écologie, Metz : 51-55.

GEHU, J.M., 1976.– Sur les paysages végétaux ou sigmassociation des prairies salées du Nord-Ouest de la France. *Doc. Phytosoc.* XVIII-18 : 57-62. Lille.

GEHU, J.M., 1977.– Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises. *Vegetatio*, 34 (2) : 117-125.

GEHU, J.M., 1988.– L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. Théorie et méthodologie. *Coll. Phytosocio.* XVII. *Phytosociologie et paysage* : 11-46.

GEHU, J.M., & GEHU, J., 1981 a.– Essai d'objectivation de l'évaluation biologique des milieux naturels. Exemples littoraux. *In* GÉHU, J.M. & PELT, J.M. (eds), *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotique*. Institut Européen d'Écologie, Metz : 75-94.

GEHU, J.M., & GEHU, J., 1981 b.– Essai d'évaluation phytocoenotique de l'artificialisation des paysages. *In* GÉHU, J.M. & PELT, J.M. (eds), *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotique*. Institut Européen d'Écologie, Metz : 95-118.

GEHU, J.M., & GEHU, J., 1982.– Etude phytocoenotique, analytique et globale de l'ensemble des vases et près salés et saumâtres de la façade atlantique française. *Bull. Ecol.*, 13 : 357-386.

GEHU, J.M., & RIVAS-MARTINEZ, S., 1981.– Notions fondamentales de phytosociologie. *Ber. Intern. Symposion. Syntaxonomie in Rinteln* : 1-33.

LEFEUVRE, J.C., & BARNAUD, G., 1988.– Écologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bull. Ecol.* 19 : 493-522.

LUCAS, A., 1973.– Une échelle de cotation des milieux naturels. *Pen ar Bed*, N. S., 9, n° 72 : 1-5.

MARION, L., 1982.– Liste des milieux à protéger en France dans le cadre de la Directive du conseil de la CEE sur la conservation des oiseaux sauvages. *Penn ar Bed*, 13 : 97-121.

MARGULES, C.R. & USHER, B., 1981.– Criteria used in assessing wildlife conservation potential : a review. *Biological Conservation*, 20 : 79-109.

MARGULES, C.R., 1986.– Conservation evaluation in practice. *In* USHER, M.B. (éd), *Wildlife Conservation Évaluation.* Chapman and Hall, London : 297-314.

MEDAIL, F. 1994.– *Liste des habitats naturels retenus dans la directive 92/43/CEE du 21/05/1992, présents en région méditerranéenne française (régions Provence-Alpes-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon et Corse).* Fac. Sci. Tech. Saint Jérôme. Inst. Med. Eco. Paleoec. 70 p.

RAMEAU, J.C., 1993.– *Habitats forestiers de la directive Habitats présents et à retenir en France métropolitaine. Propositions pour le manuel technique d'interprétation au niveau des habitats d'intérêt communautaire*. 44 p.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1976.– Sinfitosociologia, una nuava metodologia para el estudio del paisaje vegetal. *Ann. Inst. Bota. Cavanilles*, Madrid, 33 : 179-188.

THAURONT, M., 1990.– *Réactualisation de l'inventaire des zones de grand intérêt pour la conservation des oiseaux sauvages dans la Communauté européenne*. Tome 1 Méthodologie et analyse. Rapport inédit. Ecosphère, CIPO, LPO.

Source : MNHN

TOMBAL, P. & MERIAUX, J.L., 1981.– Contribution à une méthode propre à inventorier, évaluer et hiérarchiser les sites naturels à l'échelle régionale et nationale. *In* GÉHU, J.M. & PELT, J.M. (eds), *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotique*. Institut Européen d'Écologie, Metz : 57-67.

TUXEN, R., 1973.– Vorschlag zur aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, Budapest, 19 : 379-384.

TUXEN, R., 1978.– Versuch zur Sigma-Syntaxonomie mitteleuropäischen- Flusstal - Gesellschaften. *In* assoziationskomplexe (*Sigmeten*) Ber. Inter. Symposion 1977 in Rinteln : 273-286.

VAN DER PLOEG, S.W.F., 1986.– *Wildlife conservation evaluation in the Netherlands : a controversial issue in a small contry in Wildlife conservation evaluation*, USHER, M.B. (éd). Chapman and Hall : 161-180. London.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Within the framework of the implementation of the Habitats Directive, we have developed our own method for assessing the natural areas that could possibly be recognized of Community importance.

This method is based on the criteria defined in the Habitats Directive and fits well with its implementation. These criteria, which are authentic tools for any assessment, are frequently used in most works dealing with this kind of approach. The habitats thus analyzed comprise both ecosystems that have been identified at various levels of complexity, and a set of species belonging to pre-established lists. Those items used for the making up of samples is therefore represented by natural sites of widely varying sizes and contents.

In order to satisfy the terms of the Directive, it was first necessary, using the various criteria, to assess the quality of each of these natural habitats listed in the Annex I and of each of the species listed in Annex II present on the sites. Then came the appraisal of each of the pre-selected sites for each region. This raised a few problems :

1) - Although they are based on widely acknowledged concepts, the criteria listed in the Annex III of the Directive are difficult to use and might have to be adapted while trying to keep as close as possible to their original meaning.

2) - Such a mass of factual data is difficult to process and apply.

3) - The elements being analyzed (sites, habitats) are extremely heterogeneous, both in content and in distribution.

To keep within the spirit of the criteria defined in the Annex III of the Directive, whilst also trying to improve the assessment of the habitats' quality, it has been necessary to devise additional criteria : typicality, vulnerability, restoration possibilities, as well as other elements that could provide a better understanding of intrinsic biodiversity (presence of rare taxa, or of particular or unusual stational conditions).

In order to evaluate the global interest of each habitat, we used two synthetic rating grids incorporating all these criteria. The first grid was used for the ecosystemic habitats (habitats listed on the Annex I of the Directive), and the second grid for the specific habitats (species listed in Annex II). Each criteria is separately assessed on the basis of triptych of values and a mark is given for each habitat (1, 2 or 3) for the criterion considered. A diagnosis is then reached by compounding all marks obtained for each habitat using all the criteria in each grid. This diagnosis is then also illustrated by a mark (1, 2 or 3), or indeterminate (X) if information from the various criteria is too fragmentary.

Concurrently, outstanding status is awarded to any ecosystemic habitat obtaining 3 for at least four of the six criteria, or if it is both distinctive and containing unique or rare elements.

We then proceed to look for the determinant habitats, i.e. those habitats of significant importance for the assessment of each site. To do this, we had to select the geographical reference unit that could best reflect local variations that show through as soil units or natural areas. Since the inventory had been using the framework of administrative regional boundaries that roughly coincide with natural territorial units, it seemed logical to use it again. The advantage is that local particularisms are not ignored, which is essential when dealing with biodiversity, whilst no region is underestimated compared to the next.

In order to illustrate the next steps of our methods, we chose the Basse Normandie, a middle-sized region with a wide range of various species and natural habitats.

The idea is to show all the sites of a given region on a single chart, by compiling the sites that share a maximum of ecosystemic habitats and species on a diagonal diagram, thus defining better refined groups of sites.

Concurrently, determinant sites are identified by coupling two values : the frequent occurrence of the habitat within the sample of sites in the given region and its diagnosis (1, 2 or 3). This is because the more common an habitat, the more critical one must be when deciding whether to list it as determinant.

This integrated selection system allows us to short-list a full range of sites chosen for the following reasons :

– a significant proportion of determinant habitats and species for each group of sites individualized through diagonalization.

– a localization of the sites within a given geographical context (soil unit, natural area)

– the presence of unusual and outstanding elements pointing to a high degree of biodiversity.

When this is done, the sites are distributed into four categories :

(***) an outstanding site with a very important assemblage of habitats or species, together with large numbers of connected species, forming an extensive ecocomplex of very high ecological value, or a site containing a lesser number of habitats or species but exceptional for its oddity, high numbers, or uniqueness, on the given geographical scale (natural area, chorological territory, continent.)

(**) a very interesting site representative of part or all of an intra- or inter-regional soil unit, and with high ecological value. These sites of varying sizes can include an outstanding assemblage of species, connected or associated, (taxon on the limit of its range, high number of species or high number).

(*) an interesting site with a less important cortège of habitats or species representative of a natural area or soil unit associated with a lesser proportion of determinants.

(°) a secondary site with a lesser assemblage of habitats or species well represented within the sample of regional sites and which do not include enough determinant or outstanding elements.

This typology is not shaped by rigid indexes, but it fits in a global ecosystemic approach and allows for some freedom of interpretation, which is very much needed when analyzing such complex matters within a wide biogeographical context.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (1) 1997 : 61-83

25 ANS D'ÉTUDES MÉSOLOGIQUES DANS UNE VALLÉE TOURBEUSE : L'EXEMPLE DES MARAIS DE CESSIÈRES-MONTBAVIN (AISNE, FRANCE) : DE LA CONNAISSANCE A LA GESTION*

Marcel BOURNÉRIAS, Bertrand SAJALOLI, Laurent SIMON,
Fabrice GRÉGOIRE, Paul ARNOULD & Stanislas WICHEREK

Centre de Biogéographie-Ecologie de l'École Normale Supérieure de Fontenay Saint-Cloud (UMR 180 CNRS)
Le Parc, 92211 Saint-Cloud CEDEX

SUMMARY
(original scientific paper)

25 YEARS OF MESOLOGICAL STUDIES IN A VALLEY PEAT SWAMP: THE EXAMPLE OF CESSIERES-MONTBAVIN (AISNE, FRANCE)

The peat swamp complex of the Cessières-Montbavin valley (Aisne, France) true phytogeographical and ecological museum, unique in France and probably without any similar equivalent in the western european plains, is the objet of mesological studies carried out by the Biogeography and Ecology Centre of the Ecole Normale Supérieure of Fontenay Saint-Cloud (UMR 180 CNRS) since 25 years. Beyond the synthesis of studies dealing with the evaluation of phytosociological resources and biophysical mechanisms, the objective of this paper is to illustrate the necessary importance of connections between human, physical and biological processes concerning the patrimonial management of continental wetlands.

KEY WORDS : Wetlands - Peat bog - Biogeography - Plant communities - Mesology - Hydrogeology - Land use history - Management and protection.

RÉSUMÉ
(travail original)

Véritable musée écologique et phytogéographique, unique en France et probablement sans équivalent exact dans les plaines d'Europe occidentale, le complexe marécageux de la vallée de Cessières-Montbavin (Aisne, France) fait l'objet d'études mésologiques conduites depuis 25 ans par le Centre de Biogéographie-Ecologie de l'École Normale Supérieure de Fontenay - Saint Cloud (UMR 180 CNRS). Après une synthèse des travaux consacrés à l'évaluation des richesses phytosociologiques et au fonctionnement bio-physique, cet article évoque la nécessaire prise en compte des articulations entre faits physiques, biologiques et humains dans l'élaboration d'une gestion patrimoniale des zones humides continentales.

MOTS CLÉS : Zone humide - Tourbière - Biogéographie - Groupements végétaux - Mésologie - Hydrogéologie - Histoire des usages - Gestion et protection.

INTRODUCTION

Venant du nord de la Picardie, on voit d'un coup apparaître au-dessus des champs la silhouette altière de la "montagne couronnée" de Laon, joyau architectural, avant-poste de la sombre cuesta boisée de l'Ile-de-France qui barre l'horizon. Brusquement, le paysage d'openfield, domaine de la riche agriculture productiviste, fait place à une marquetterie de milieux clos d'une infinie diversité : rien qu'en parcourant les territoires de moins de dix communes au sud et à l'ouest de Laon, on peut observer des exemples de la plupart des groupements végétaux planitiaires de la France intérieure extraméditerranéenne. La vallée tourbeuse de Cessières-Montbavin-Laniscourt, située à environ 12 km à l'Ouest de Laon (Aisne), est à cet égard particulièrement surprenante par sa diversité écologique et paysagère et par son exceptionnelle richesse floristique. Il s'agit d'une ample vallée (FIG. 1), encadrée par des buttes témoins hautes d'une centaine de mètres, au relief accusé marquant le démantèlement de la cuesta tertiaire et justifiant leur toponymie : Montagne de Laniscourt au sud-est, Mont des Vaux (ou des Veaux) et Mont de Forêt au nord-ouest. La forte dissymétrie de cette vallée, liée à son histoire quaternaire (MORAND, 1971a) a sur le plan écologique une importance considérable.

* Manuscrit reçu le 20 décembre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 11 septembre 1996.

Source : MNHN

Lancées à la fin des années 1960 par M. BOURNÉRIAS & F. MORAND au sein du Laboratoire de Biogéographie et d'Écologie de l'École Normale Supérieure de Saint-Cloud (aujourd'hui UMR 180 CNRS), les études portant sur les milieux naturels du Laonnois ont dégagé la formidable richesse naturelle de ces espaces et précisé la grande complexité de leur organisation. Le présent article se propose de reprendre certains des acquis essentiels de ces 25 années d'études en les centrant autour de trois problématiques séparées pour la commodité de l'exposé mais en fait constamment imbriquées lors des différents programmes de recherches.

• Que sait-on de l'évolution quaternaire de la vallée tourbeuse de Cessières-Montbavin ? Comment rendre compte du calibrage de cette vaste dépression et surtout des réajustements holocènes de l'écoulement liés à une tourbogénèse particulièrement active ?

• Comment s'organisent les ensembles végétaux ? Quelle est leur diversité spécifique et leur dynamique ? Comment, en particulier expliquer l'étonnant paradoxe de la présence de groupements acidophiles isolés au cœur d'un complexe marécageux à dominante carbonatée, paradoxe qui confère au marais de Cessières-Montbavin un statut de "*véritable musée écologique et phytogéographique, unique en France et probablement sans équivalent exact dans les plaines d'Europe Occidentale* "(BOURNÉRIAS, 1980).

• Quel est le fonctionnement actuel de l'hydrosystème ? Quelles sont les incidences d'interventions anthropiques brutales telles le curage des drains ou les coupes rases de bois ?

En possession d'éléments de réponses sur la mise en place et le fonctionnement de cet hydrosystème original, la question de sa protection et de sa gestion sera alors abordée. Pourquoi, depuis un quart de siècle, les tentatives de protection ont-elles toutes échouées ? L'historique des propositions de classement, des débats, l'analyse des conflits, le repérage des groupes d'acteurs et de leurs stratégies constituent des tâches aussi ardues que le décryptage des paléoenvironements ou des fonctionnements actuels. Les mécanismes naturels ne peuvent être dissociés de la prise en compte des phénomènes culturels. Ces diverses études répondent aux actuels programmes de recherches de l'UMR 180 du CNRS, "*consacrés fondamentalement à l'étude des articulations entre milieux physiques, biologiques et humains*".

LA DÉPRESSION DE CESSIÈRES-MONTBAVIN : UNE MOSAÏQUE DE PHYTOCÉNOSES REMARQUABLES, UN LABORATOIRE DE TERRAIN

UN JOYAU ÉCOLOGIQUE

Une présentation rapide des groupements végétaux existants dans la vallée (sans descendre en dessous du niveau phytosociologique de l'alliance) permet de rendre compte de la remarquable richesse floristique de ces marais, un nombre très important d'espèces végétales (45, dont 36 pour le fond de la vallée) étant protégées sur le plan national et/ou dans la région administrative Picardie. Examinons successivement les milieux palustres, leurs marges, enfin les versants des buttes limitant la vallée.

Les milieux palustres

Les premières études (BOURNÉRIAS, 1949, 1955, 1963, 1968, 1971 ; ARNOULD, 1971) ont révélé l'essentiel de la richesse de leur flore, sa grande diversité et l'originalité édaphique et phytocénotique de ces milieux. Cette singularité, le nombre important d'espèces légalement protégées qui y vivent, confèrent à ces marais une valeur patrimoniale qui dépasse largement les limites nationales. Les groupements végétaux ayant la plus grande diversité sont les peuplements héliophiles sur tourbe, en voie de régression spatiale par suite de leur tendance au boisement. Ce boisement semble très lent en l'absence de toute perturbation des milieux palustres, mais les actions anthropiques modifiant les conditions de compétition entre strate herbacée et peuplement ligneux (creusement de fossés, incendies…) l'accélèrent considérablement (BOURNÉRIAS, 1963, BOURNÉRIAS & MAUCORPS, 1975).

Les tourbières héliophiles à Sphaignes (Calluno-Sphagnion).– Localisées sur substrat fortement acide (pH ≤ 5), à engorgement permanent, elles présentent une couverture continue de Sphaignes polychromes, à croissance très active, donnant lieu à des bombements de quelques décimètres appuyés sur des Éricacées ou des Carex.

La flore phanérogamique *caractéristique* et ***protégée*** se compose de : *Carex rostrata*[(1)], ***C. lasiocarpa***, *C. nigra*, ***Drosera rotundifolia***, ***Erica tetralix***, ***Eriophorum angustifolium***, ***E. vaginatum***, ***Genista anglica***, *Juncus acutiflorus*, ***Scirpus coespitosus***, ***Vaccinium oxycoccos***. On distingue en outre : ***Rhynchospora alba***, peut-être disparue et ***Andromeda polifolia***, objet d'une "transplantation de sauvegarde" (LECOINTE & PROVOST, 1977).

(1) Nomenclature selon LAMBINON *et al.* (1992).

Source : MNHN

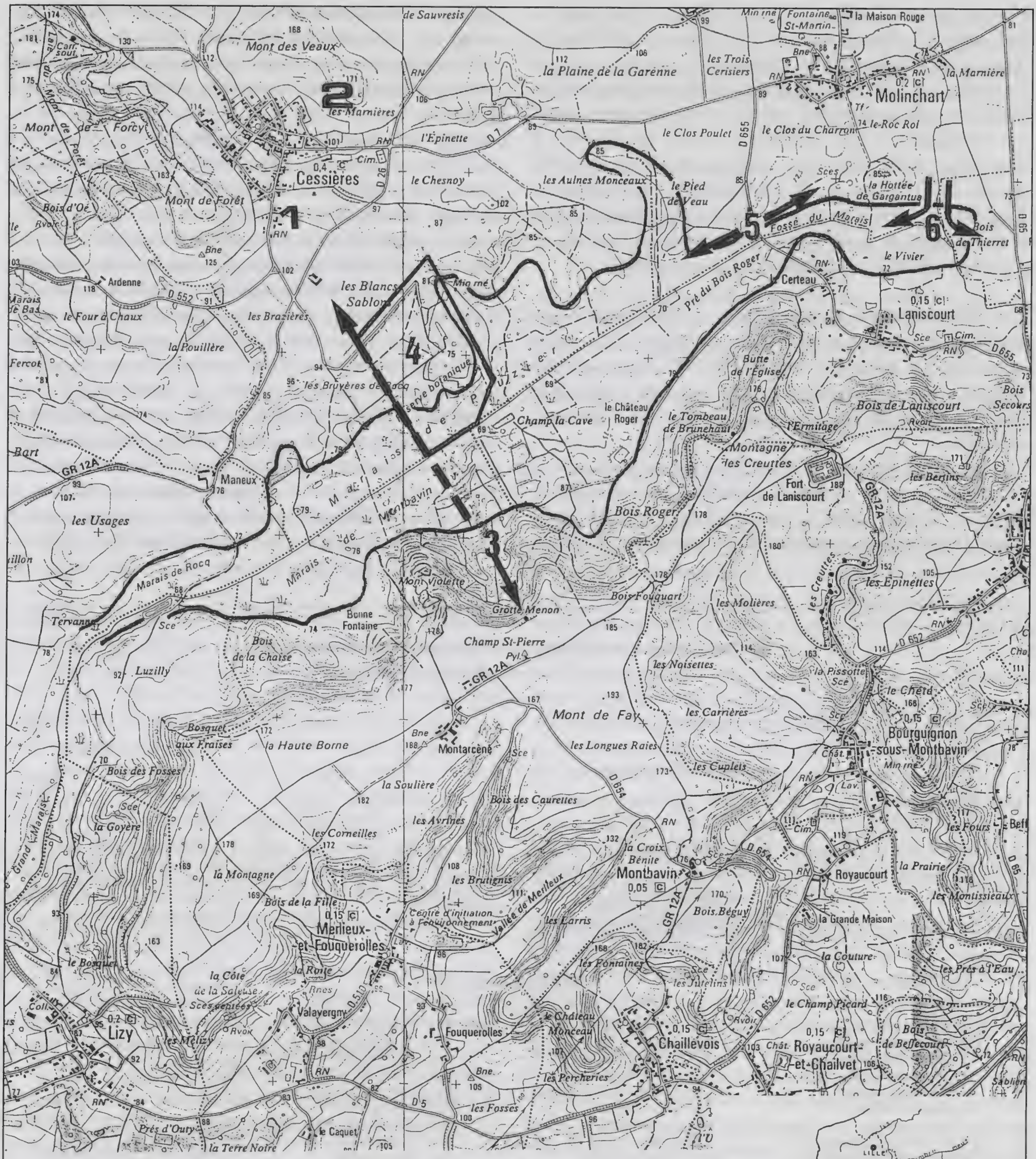


FIG. 1.– Cadre cartographique de la dépression de Cessières-Montbavin et localisation des secteurs étudiés.

Topographic setting of Cessières-Montbavin valley and spot of studied areas.

1) Station de recherches - *Research station*
2) Site du Mont des Veaux - *Mont des Veaux*
3) Transect de végétation
Vegetation catena (FIG. 1 bis)
4) Limites de l'impluvium acide étudié
Acid impluvium limits (FIG. 3 et 4)
5) Limite actuelle de partage des eaux - *Present watershed*
6) Capture proto-historique - *Proto-historic capture*

Source : MNHN

Ces milieux sont les plus originaux de la vallée, et même de tout le Bassin Parisien où leur présence est exceptionnelle. Toutes leurs stations se trouvent dans le marais de Cessières, en contrebas de buttes sableuses couvertes de landes sur sols podzoliques limitant des impluviums acides (BOURNÉRIAS, 1975a ; SAJALOLI, 1986 ; DE CONINK & MAUCORPS, 1993). Elles sont menacées par toute altération de cet impluvium et par la colonisation forestière par les Bouleaux et surtout les Pins sylvestres, phénomène objet d'expériences de gestion par la Station de Recherches de Cessières UMR 180 CNRS/ENS (SAJALOLI, 1993).

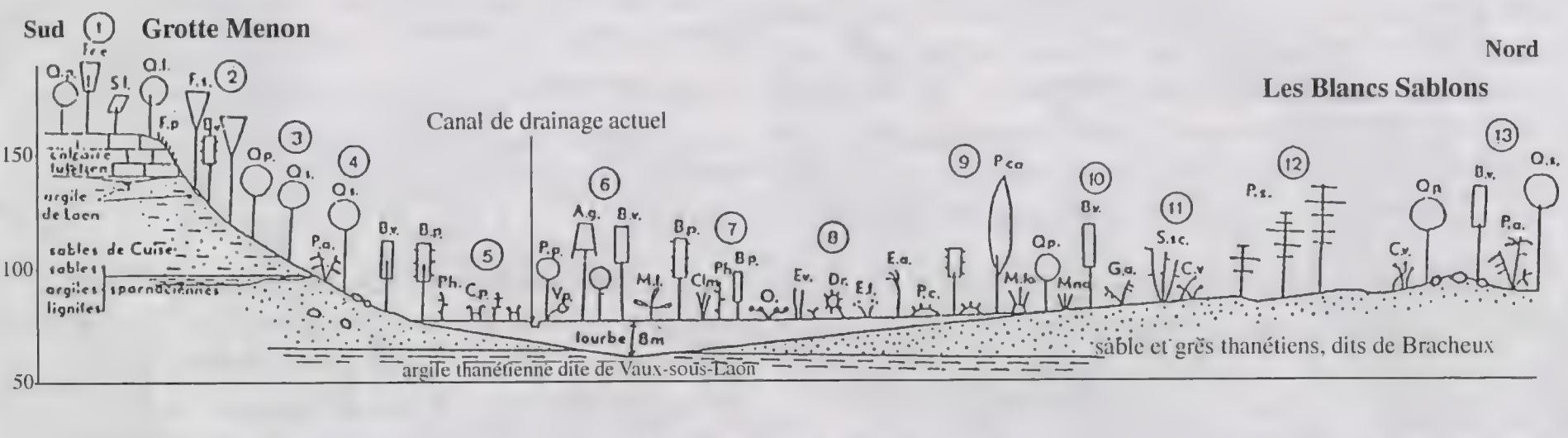
Les milieux tourbeux basiclines à végétation basse héliophile (Caricion davallianae).– Localisés sur substrat neutre ou très faiblement acide (pH ≥ 6), à engorgement permanent, ils sont caractérisés par une végétation herbacée dense sur une couverture de Mousses (Sphaignes absentes).

On remarque pour la flore phanérogamique *caractéristique* et ***protégée*** : ***Anagallis tenella***, ***Carex diandra***, *C. hostiana*, ***C. lasiocarpa***, *C. lepidocarpa*, *C. nigra*, ***C. pulicaris***, ***Dactylorhiza incarnata***, ***D. praetermissa***, *Epipactis palustris*, ***Eriophorum gracile***, ***E. latifolium***, *Juncus subnodulosus*, ***Menyanthes trifoliata***, *Œnanthe lachenalii*, ***Pedicularis palustris***, ***Pinguicula vulgaris***, ***Salix repens*** subsp. ***angustifolia***, *Schoenus nigricans*, ***Senecio helenitis***.

Il s'agit de stations de faible étendue, limitées à quelques plages rases de la roselière du marais de Montbavin et dans une prairie de fauche à Laniscourt. Dans ce même lieu, un léger abaissement du plan d'eau permet le passage progressif au pré tourbeux du *Molinion*, avec notamment *Cirsium anglicum*, ***Galium boreale***, ***Gentiana pneumonanthe***, ***Inula salicina***, *Molinia caerulea*, *Scorzonera humilis*, *Selinum carvifolia*, *Valeriana dioica*.

Ces deux groupements, autrefois assez répandus dans le Bassin Parisien et notamment dans le Laonnois, se sont très fortement raréfiés par suite de l'embroussaillement consécutif à l'abandon de la fauche, souvent précédé de drainage, des prairies mouilleuses et des marais. Des expériences de gestion conservatoire, sous le contrôle de la Station de Recherches de Cessières, sont actuellement en cours (JOLY, 1989) et s'appuient sur le suivi de transects de végétation dans le marais de Montbavin (FIG. 1 bis).

FIG. 1bis.– Transect de végétation (de la Grotte Menon aux Blancs Sablons).
Vegetation catena (from Grotte Menon to Blancs Sablons).



GROUPEMENTS VÉGÉTAUX REPRÉSENTÉS DU SUD AU NORD

1. Chênaie-frênaie
2. Hêtraie montagnarde
3. Chênaie mésophile
4. Chênaie acidiphile
5. Tourbière basicline
6. Aulnaie-bétulaie
7. Bois tourbeux
8. Tourbière acide inclinée
9. Bétulaie à Sphaignes
10. Bétulaie-peupleraie
11. Lande sèche à Callune
12. Pineraie à Pin sylvestre
13. Chênaie acidiphile

L'ensemble 8 à 12 constitue un impluvium acide autonome. Toutes les autres eaux, de surface comme de nappe, sont carbonatées.

ABRÉVIATIONS FLORISTIQUES

A.g. : *Alnus glutinosa*
B.v. : *Betula verrucosa*
C.p. : *Carex paniculata*
Cl.v. : *Clematis vitalba*
E.a. : *Eriophorum angustifolium*
E.t. : *Erica tetralix*
F.s. : *Fagus sylvatica*
S.l. : *Sorbus latifolia*
G.a. : *Genista anglica*
M.t. : *Menyanthes trifoliata*
M.to. : *Molinia coerulea*, en touradons
M.na : *Molinia coerulea*, en nappe
P.c. : *Polytichum commune*
Ph. : *Phragmites communis*
P.s. : *Pinus silvestris*
Q.l. : *Quercus lanuginosa*
B.p. : *Betula pubescens*
Cl. m. : *Cladium mariscus*
C.v. : *Calluna vulgaris*
D. r. : *Drosera rotundifolia*
E.t. : *Eriophorum vaginatum*
F.p. : *Fumana procumbens*
Fr. e. : *Fraxinus exelsior*
S. sc. : *Sarothamnus scoparius*
G.p. : *Genista pilosa*
O. : *Oxycoccos quadripetala*
P.a. : *Pteridium aquilinium*
P. ca. : *Populus canescens*
P.p. : *Prunus padus*
Q.p. : *Quercus pedunculata*
Q. s. : *Quercus sessiliflora*

D'après FOURNIER

Legend on the left *: Vegetation groups and biotopes from south to north : 1- Oak and ash grove, 2- Mountain-type beech grove, 3- Mesophile oak grove, 4- Acidophile oak grove, 5- Alcaline peat-bog, 6- Alder and birch grove, 7- Peat-bog grove, 8- Acid peat-bog, 9- Sphagum and birch grove, 10- Birch and poplar grove, 11- Dry heathland, 12-* Pinus sylvestris *grove, 13-Acid oak grove. The biotope from 8 to 12 is an independent impluvium. The other types of water, in the water-table and near the surface, are carbonated.*
Legend on the right*: Floristic abreviations.*

Source : MNHN

Les roselières héliophiles sur tourbe (Caricion lasiocarpae).– Ces peuplements de grands hélophytes (*Phragmites australis*, *Cladium mariscus*) sur tourbe constamment engorgée, neutre ou faiblement acide en profondeur, parfois plus fortement acide en surface (apparition de Sphaignes) sont marqués par une flore phanérogamique *caractéristique* et ***protégée*** : *Calamagrostis canescens*, ***Carex appropinquata***, ***C. lasiocarpa***, ***C. limosa***, ***Comarum palustre***, *Cladium mariscus*, ***Dryopteris cristata***, *Epilobium palustre*, *Juncus subnodulosus*, ***Menyanthes trifoliata***, ***Pedicularis palustris***, ***Peucedanum palustre***, ***Ranunculus lingua***, ***Salix repens*** subsp. ***repens***, ***S. repens*** subsp. ***angustifolia*** (BOCK, 1971), ***Senecio helenitis*** f. ***campestris*** (BRUNERYE, 1969), *Thelypteris palustris*.

L'acidification superficielle de la tourbe entraîne l'apparition de deux espèces protégées ***Erica tetralix*** et ***Viola palustris***.

Ces roselières occupaient autrefois la plus grande partie du marais de Cessières-Montbavin; elles se sont progressivement boisées surtout côté Cessières, avec passage aux groupements de saulaies turficoles *(infra)*, mais leur cortège floristique conserve sa richesse, surtout côté Montbavin.

Les bétulaies-saulaies palustres sur tourbe (Salicion cinerae).– Bois denses, sur tourbe constamment engorgée, ils semblent résulter de la colonisation plus ou moins ancienne, arbustive puis arborée, des roselières précédentes (quelques-unes de leurs caractéristiques : *Calamagrostis canescens*, *Carex appropinquata*, *Comarum palustre*... subsistent à l'état stérile). Sur les substrats les plus acides, le cortège phanérogamique d'espèces *caractéristiques* et ***protégées***, sur un tapis continu de Sphaignes comprend : *Agrotis canina*, *Athyrium filix-femina*, *Betula pubescens*, ***Carex canescens***, *C. echinata*, *C. nigra*, *C. paniculata*, *Dryopteris carthusiana*, ***D. cristata***, *D. dilatata*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Salix cinerea*.

Sur substrat un peu moins acide les Sphaignes se raréfient; apparaissent alors successivement le Tremble, puis l'Aulne (optimum pour ***Dryopteris cristata***, ***Osmunda regalis***, *Thelypteris palustris*, ***Viola palustris***)

L'Osmonde apparaît aussi en limite de la zone engorgée, au contact de la chênaie oligotrophe, en peuplements isolés ou en alignements spectaculaires dépassant plusieurs dizaines de mètres.

Les bois sur tourbe, particulièrement étendus et typiques sur la moitié NW du marais, constituent des formations quasi-climaciques en voie de forte régression dans la plaine française, notamment par suite des opérations de drainage (suivies de vaines tentatives de plantations de peupliers) et surtout de la pollution des eaux, phénomènes qui ont jusqu'à présent épargné au moins en partie le marais de Cessières-Montbavin.

Les milieux semi-naturels en périphérie du marais

Si leur intérêt sur le plan phytogéographique est inégal, plusieurs ont cependant une grande valeur patrimoniale, au moins sur le plan régional. Parmi les plus originaux, on retiendra :

Les groupements végétaux sur sables podzolisables.– Presque intégralement localisés sur les marges NW du marais, ils montrent la succession plus ou moins continue depuis les sables vifs jusqu'à la chênaie oligotrophe.

Le *Corynephorion*, sur sables acides plus ou moins mobiles, est étroitement associé aux landes à Callune (*infra*, 2213). Son cortège phanérogamique caractéristique comprend : *Aira praecox*, *Corynephorus canescens*, *Filago minima*, *Jasione montana*, *Spergula vernalis*, *Teesdalia nudicaulis*. Si aucune de ces espèces n'est protégée, il convient de souligner que plusieurs de ces plantes sont ici à leur limite Nord-Est.

Succédant au groupement précédent, le *Caricion arenariae*, sur sables en voie de fixation, est l'une des originalités de la région. Les peuplements denses du *Carex arenaria*, espèce d'affinité littorale qui possède dans le nord de l'Ile-de-France une remarquable aire continentale, sont souvent monospécifiques. Le très rare *Dianthus deltoides* qui les accompagnait naguère (au bois de Rocq) n'a pas été revu récemment.

Les landes sur podzols sont topographiquement et écologiquement associées aux tourbières à Sphaignes, dont elles conditionnent l'existence. Elles présentent avec elles des groupements de transition : landes tourbeuses à ***Erica tetralix***, ***Genista anglica***, ***Juncus squarrosus*** et rarement ***Nardus stricta*** (4 espèces protégées au niveau régional, dont deux y sont localisées). Couronnant les buttes sableuses dominant le marais, les landes sèches du *Calluno-Genistion* sont peuplées de *Calluna vulgaris* (parfois uniquement présente), associée à *Carex arenaria* et à ***Genista pilosa*** (protégée). La présence du Sarothamne (*Cytisus scoparius*) et, localement, de l'Ajonc (*Ulex europaeus*, à sa limite orientale) traduit un certain enrichissement du substrat.

Ces landes, et leurs groupements satellites, ont été fortement menacées par les semis de Pins sylvestres, issus d'enrésinements situés à proximité. Cette colonisation a entraîné, non seulement le boisement partiel des landes, mais l'abaissement de la nappe aquifère et un début d'assèchement des tourbières situées en aval, comme l'ont montré (a contrario) les effets des coupes effectuées par la Station d'Études de Cessières, avec l'accord de la municipalité (MORAND, 1975a).

Diverses chênaies oligotrophes (*Quercion roboris-petraeae*) entourent le marais; à leur cortège herbacé classique (*Deschampsia flexuosa*, *Festuca tenuifolia*, *Hypericum pulchrum*, *Teucrium scorodonia*, *Veronica officinalis*...) s'adjoignent localement une atlantique en limite

Source : MNHN

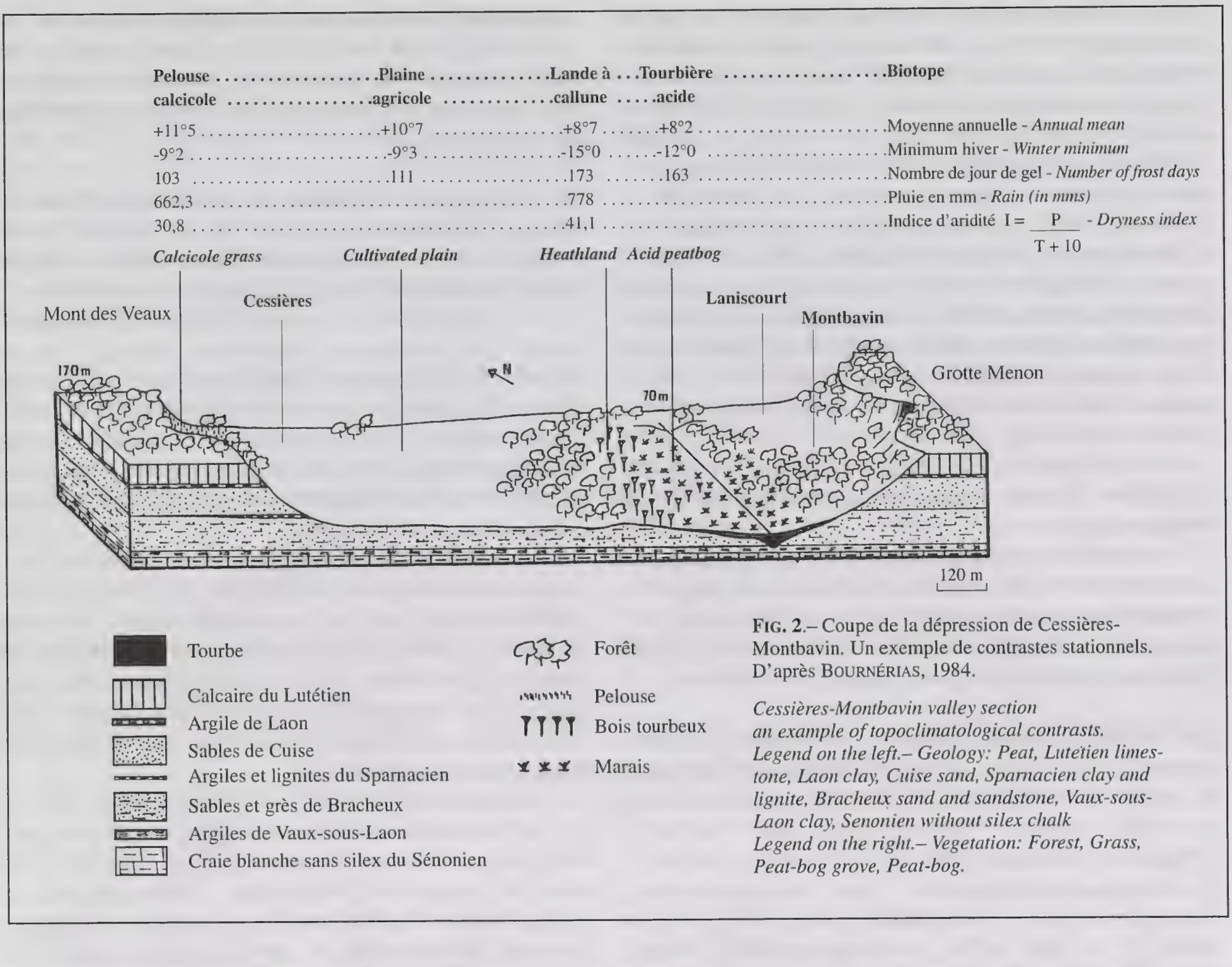


FIG. 2.– Coupe de la dépression de Cessières-Montbavin. Un exemple de contrastes stationnels. D'après BOURNÉRIAS, 1984.

Cessières-Montbavin valley section an example of topoclimatological contrasts. Legend on the left.– Geology: Peat, Lutetien limestone, Laon clay, Cuise sand, Sparnacien clay and lignite, Bracheux sand and sandstone, Vaux-sous-Laon clay, Senonien without silex chalk Legend on the right.– Vegetation: Forest, Grass, Peat-bog grove, Peat-bog.

Nord-Est (*Conopodium denudatum*) et les boréo-montagnardes *Luzula luzuloides* et *Maianthemum bifolium* (le second moins rare, et présent aussi sur les pentes du Mont-des-Vaux).

Les groupements végétaux sur calcaire.– Ces groupements sont particulièrement remarquables dans tout le Laonnois tertiaire, sur les marges du plateau lutétien; quelques-unes de leurs stations dominant la vallée de Cessières mériteraient conservation.

Les pelouses calcaricoles du *Bromion erecti* : pelouses sèches sur rendzines ou sols bruns calcaires, au niveau de la corniche lutétienne en place (*Xerobromion* : X ci-dessous) ou sur les colluvions calcaires qui en dérivent (*Mesobromion*). La présence de très nombreuses espèces phanérogamiques (notamment de nombreuses Orchidées) témoigne de la richesse de ce groupement dont seules sont citées ici les principales *caractéristiques* (certaines : *régionalement rares et en limite d'aire) et les espèces ***protégées*** : ***Anemone sylvestris***, ***Anthericum ramosum***, *Anthyllis vulneraria*, *Bromus erectus*, *Carex caryophyllea*, **C. ericetorum*, **Cuscuta epithymum*, ***Fumana procumbens*** (X), *Galium umbellatum*, *Gentianella germanica*, *Globularia bisnagarica* (X), *Gymnadenia conopsea*, *Helianthemum nummularium* (limite de répartition des subsp. *nummularium* et subsp. *grandiflorum*, BOURNÉRIAS, 1984, RAYNAUD, 1990), **Odontites lutea* (X), ***Ononis pusilla*** (X), ***Ophrys sphegodes*** et subsp. ***araneola***, *Orchis simia*, ***O. ustulata***, *Orobanche sp. pl.*, *Polygala calcarea*, *Potentilla neumanniana*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla vulgaris*, *Seseli montanum*, ***Teucrium montanum*** (X), *Veronica teucrium* subsp *vahlii*., (cette dernière se maintient sur les calcaires dolomitiques avec, à Montarcène, **Artemisia campestris* et **Silene otites*.)

Ces pelouses, autrefois soumises au pacage extensif (surtout ovin) sont menacées par l'embroussaillement consécutif à la déprise agricole et par les plantations de résineux. Elles nécessitent un entretien permanent.

Les lisières thermophiles de la chênaie pubescente (*Quercion pubescentis et Berberidion*) : en lisière du *Bromion* et en exposition Sud ou Ouest, des fragments de chênaie thermophile, en limite nord, présentent quelques espèces remarquables, écho quelque peu affaibli du riche cortège floristique du Laonnois méridional. Espèces signi-

Source : MNHN

ficatives, la plupart à leur limite nord et ***protégées*** : ***Inula salicina***, ***Limodorum abortivum***, *Rosa tomentosa*, *Quercus pubescens*, *Silene nutans*, ***Sorbus latifolia***, *Valeriana collina*. Les menaces qui pèsent sur les pelouses calcaricoles ont le même effet banalisant sur ces groupements.

Les forêts calcaricoles "froides" des pentes nord (*Tilia platyphylli-Acerion*) : localisées sur les éboulis calcaires en haut des pentes nord les plus abruptes de la montagne de Laniscourt, ces forêts mélangées de Tilleul à grandes feuilles, Sycomore, Hêtre sont remarquables par plusieurs espèces submontagnardes : *Actaea spicata*, *Asplenium scolopendrium*, ***Cardamine heptaphylla***, ***Daphne mezereum***, *Polystichum aculeatum*... D'autres types forestiers, moins originaux, occupent les versants, notamment des fragments de hêtraie du *Cephalanthero-Fagenion*, avec *Carex digitata*, *Cephalanthera damasonium*, *Melica nutans*..., des chênaies-charmaies assez banales et des aulnaies-frênaies à *Carex pendula*.

Limitée aux groupements végétaux les plus remarquables (FIG. 1 bis), cette vue d'ensemble quelque peu sommaire suffit à montrer l'intérêt exceptionnel de la vallée de Cessières-Montbavin-Laniscourt.

UN LABORATOIRE DE TERRAIN

La compréhension de cette remarquable diversité phyto-écologique supposait la mise en place d'un réseau de mesures stationnelles, seul capable de permettre une appréhension des divers paramètres écologiques dans leur complexité et leurs inter-relations. À notre connaissance, aucun site n'a été exploré à si grande échelle sur une durée de temps aussi longue (depuis 1967). Les études les plus détaillées ont été conduites dans l'impluvium acide situé immédiatement au sud du bois de Rocq (FIG. 1). La figure 3 récapitule l'ensemble des installations et permet de distinguer :

Le réseau piézométrique

Le réseau piézométrique pour le suivi des mouvements de nappe, est formé actuellement de plus de 200 piézomètres inégalement répartis sur le domaine d'étude. Le réseau le plus dense et le plus homogène est localisé dans le complexe tourbeux où la maille élémentaire varie de 10 m sur 10 m à 5 m sur 5 m dans le secteur de contact avec les landes plus sèches : il accueille la moitié des unités sur un vingtième de la superficie. Sur les sables des buttes environnantes, la maille de 20 m sur 20 m n'est pas partout présente mais assure néanmoins une couverture satisfaisante. Depuis 1975, chaque piézomètre est relevé mensuellement, conjointement cinq piézomètres sont relevés tous les dix jours. Nous disposons ainsi d'un suivi de la nappe phréatique particulièrement fin, ancien et régulier. De plus, ce réseau a servi de support à des campagnes répétées d'analyse des eaux (DOMINICI 1973, SAJALOLI, 1983, 1993).

Le réseau de stations bioclimatiques

Cinq stations bioclimatiques, dites Lande haute, Lande basse, Pineraie 1, Pineraie 2, Tourbière, (FIG. 3), ont été durablement installées dans la dépression de Cessières-Montbavin. Il faut également leur adjoindre deux autres stations complémentaires, celle dite du Mont-des-Vaux, à proximité de la corniche lutétienne, et celle de la Plaine (celle-ci a d'abord été de 1974 à 1982 à 4 km à l'ouest de Laon à mi-chemin entre la butte de Laon et la côte de l'Île de France, depuis, elle est située sur la commune de Besny-et-Loisy, dans une situation identique).

Trois types de renseignements ont pu être continûment recueillis. Les températures minimales et maximales sont mesurées au niveau du sol par des thermomètres placés sous mini-abris. L'évaporation est estimée par des évaporomètres Piche installés à 1 m du sol. L'enregistrement des pluies est effectué par des pluviomètres SPIEA placés à 1, 20 m au-dessus du sol selon les normes de l'Office National de Météorologie. Un pluviomètre de même type est parallèlement installé à 25 cm de la surface pour étudier les précipitations au niveau du sol. A l'ensemble de ces données décadaires s'ajoutent au besoin les valeurs climatiques journalières de la Station de Recherches de Cessières qui appartient au réseau météorologique de l'Agence Financière du Bassin Seine-Normandie de l'Aisne. En outre, chacune de ces stations comprend des tubes équipés de thermomètres pour apprécier, de 50 cm en 50 cm et ce jusqu'à 6 ou 8 mètres, la température dans le sol. La station Lande haute, la plus équipée, est également munie d'un abri standard de la Météorologie Nationale pour étalonner l'ensemble des mesures effectuées par les équipements propres à l'équipe de recherche[2].

---

[2] Outre ces paramètres physiques régulièrement suivis pendant plus de 20 ans un certain nombre de campagnes de mesures, répondant à des impératifs thématiques ont été réalisées.

* Installation de centaines de pluviomètres dans divers types de formations végétales pour apprécier l'interception des précipitations par les couverts végétaux et les litières (ARNOULD, REMON & SIMON, 1986)
* Installation de parcelles de mesures des processus d'érosion (MORAND, 1979; MORAND & WICHEREK, 1985; WICHEREK, 1986; WICHEREK, 1988; DE CONINK *et al.*, 1991.)
* Élaboration de transects de sondage pédologique et palynologiques dans la dépression (MORAND, 1971).
* Étude des pluies polliniques (BARTHELEMY, 1976; MORAND & BARTHELEMY, 1976; LEZINE, 1977)
* Mise au point d'une technique de comparaison de l'occupation du sol par l'appareil radiculaire des grands végétaux par l'utilisation du photorhyzomètre (BEAUCIRE, 1977)
* Nombreuses études phénologiques (GERBER, 1973; MABILAT, 1974; TISSIER, 1971)
* Étude sur la croissance des plantes (RICHARD, 1974; HAREND, 1977; DÉRIOZ, 1983).

Source : MNHN

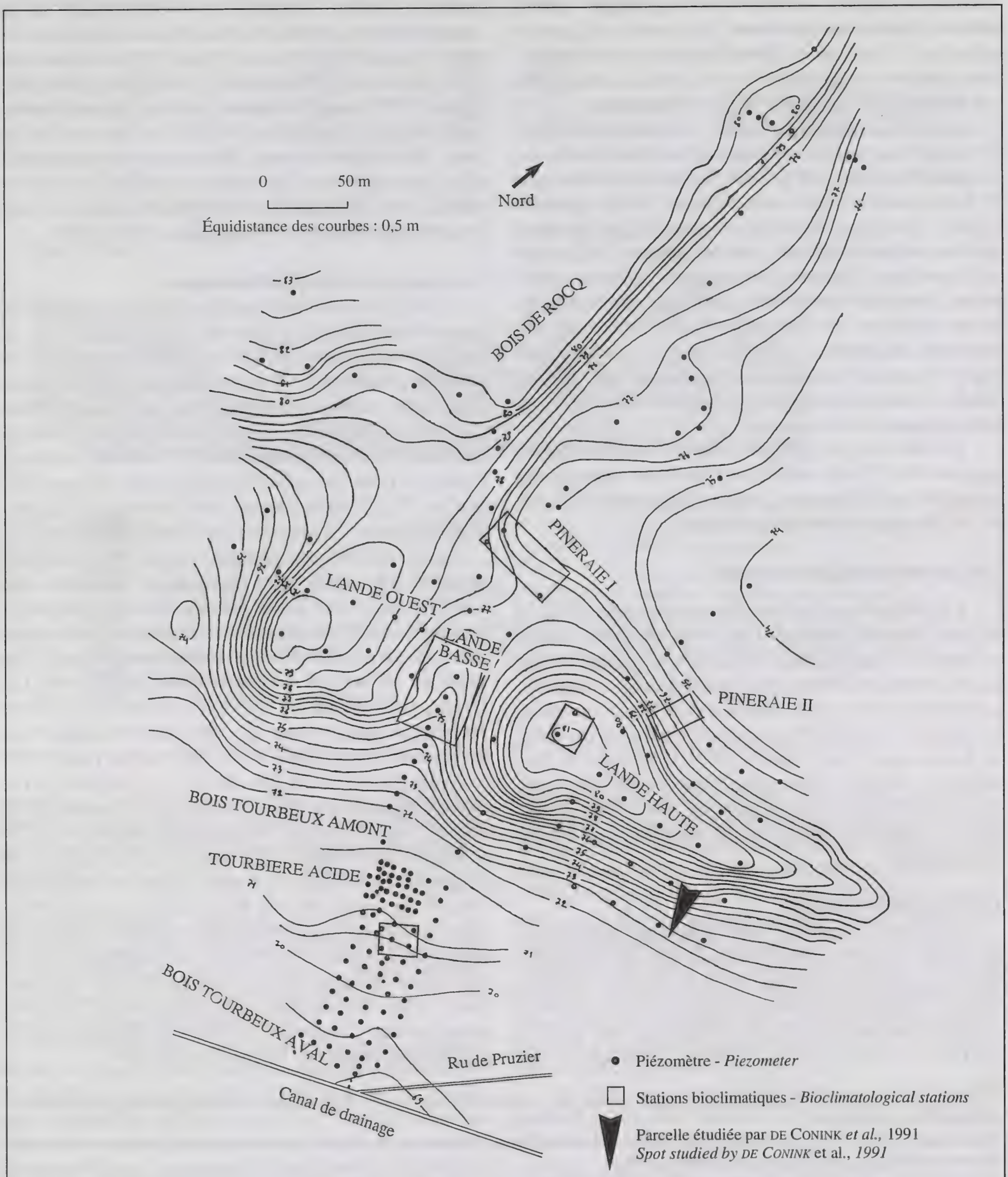


FIG. 3.– Schéma topographique et équipement scientifique de l'impluvium acide.
Acid impluvium and scientific equipment topographic sketch.

Source : MNHN

FONCTIONNEMENT BIOPHYSIQUE DE LA DÉPRESSION

La permanence de cette zone humide et de ses joyaux floristiques, la juxtaposition de compartiments alcalins et acides, sont avant tout assurées par un bilan hydrologique positif et par une circulation des nappes phréatiques originale. L'examen du cycle de l'eau dans ses dimensions bioclimatiques et hydrogéologiques constitue donc un préliminaire indispensable à l'étude du fonctionnement de la dépression. Pourtant, la variabilité spatio-temporelle de ce cycle fait du marais une aire de contacts, de transitions entre milieux terrestres et aquatiques, d'où de perpétuelles et rapides évolutions largement influencées mais non maîtrisées par les sociétés humaines. Enfin, de nombreuses recherches ont porté sur le fonctionnement même des différents écosystèmes et sur les liens entre facteurs biotiques et abiotiques.

ORIGINES GÉOMORPHOLOGIQUES ET ORGANISATION HYDROGÉOLOGIQUE DE LA DÉPRESSION DE CESSIERES-MONTBAVIN

Une capture proto-historique

La dépression de Cessières-Montbavin, profonde et dissymétrique, est encadrée par la butte de Montarcène-Laniscourt, au sud-est, et les monts des Vaux et de Forêt, au nord-ouest, qui correspondent au prolongement du massif de Saint-Gobain. La première butte domine de 120 mètres le complexe marécageux par un versant à forte pente convexo-concave localement surplombé d'une corniche; les deux autres "monts", au nord-ouest, se raccordent au fond de la dépression (69 mètres d'altitude au centre) par un long glacis topographique. Cette dépression marécageuse est très légèrement inclinée dans le sens longitudinal (70 mètres d'altitude au nord du Pré Bois Roger, 69,3 mètres au sud-est de la Ferme de Manneux distante de 5 km du premier point), formant même une cuvette faiblement déprimée dans sa partie centrale (69,4 mètres d'altitude au niveau du ru de Pruzier, 68,8 mètres puis 69,3 mètres plus en aval). Elle est drainée par une rigole de dessèchement, à très faible débit (FIG. 1).

L'existence de cette vallée aux dimensions disproportionnées par rapport à la vigueur des écoulements est issue de la grande diversité des substrats géologiques tertiaires dont les contrastes géologiques marqués ont favorisé une dissection particulièrement intense. Elle suppose également d'anciennes formes d'organisation du réseau hydrographique du Laonnois et renvoie à des proto-écoulements pliocènes qui, à travers le massif de Saint-Gobain et les collines du Laonnois, faisaient communiquer directement la Serre avec l'Ailette, via l'entonnoir de percée cataclinale de l'Ardon. La découverte de grains de quartz provenant du massif de l'Ardenne dans les hautes terrasses de la vallée de l'Ailette en aval de la confluence actuelle avec l'Ardon confirme ce fait : "*le massif de Saint-Gobain était probablement entouré par deux cours d'eau importants (pré Oise et pré Ardon-Ailette), ce qui explique les profondes morsures de l'érosion sur ses marges orientales et méridionales* "(POMEROL *et al.*, 1971). Par ailleurs, l'étude de l'évolution holocène des fonds de vallée a pu mettre en évidence une phase de creusement post-glaciaire importante et rapide située à la césure Tardiglaciaire-Holocène. L'aggradation sédimentaire, encore réduite au Boréal (9000 BP), devient puissante à l'Atlantique (7500-5000 BP) du fait d'une tourbogénèse active (PASTRE *et al.*, 1991). De ce fait, le réseau hydrographique des bassins versants élémentaires a parfois été désorganisé : les marais de Cessières-Montbavin ont connu une capture proto-historique, remontant au plus tôt à l'Atlantique, mise en évidence après deux campagnes de sondages palynologiques (MORAND, 1971a; BARTHÉLÉMY, 1976). En effet, l'amont de ce complexe tourbeux fut amputé d'environ 25 km^2 par la capture, issue d'un déversement plus que d'un soutirage, du ruisseau de Sart-l'Abbé par l'Ardon (FIG. 1). Pour que les eaux de ce ruisseau se déversent directement dans l'Ardon (au lieu de rejoindre comme auparavant l'Ailette en suivant la dépression de Cessières), "*il aura fallu l'accumulation de plus de 8 mètres de tourbe dans le marais, cette sédimentation organique d'aval entraînant le déversement à l'amont*" (MORAND, 1971a). Ainsi, l'indigence des écoulements fluviaux résulte de la désorganisation du réseau hydrographique; les marais de Cessières-Montbavin sont donc, avant tout, un espace déterminé par une organisation hydrogéologique originale.

Des aquifères superposés, des compartiments acides isolés

Entre le sommet des plateaux ou des buttes tertiaires qui surplombent ces marais et le fond de la dépression, on distingue trois aquifères principaux (FIG. 2). La nappe du calcaire grossier lutétien (30 mètres) surmontant l'argile de Laon présente un régime libre; elle connaît une certaine percolation des eaux vers la nappe sous-jacente du Cuisien quand l'argile de Laon, peu épaisse (de 0 à 3 m) et discontinue, disparaît. Au contraire, elle favorise l'apparition de sources de déversement quand cette argile est davantage développée. La nappe du Cuisien (Yprésien supérieur, 50 à 60 m), comprise entre les argiles sparnaciennes (Yprésien inférieur) et l'argile de Laon, est également à régime libre. Son drainage est assuré par toutes les vallées recoupant le réservoir; son alimentation s'effectue à partir des affleurements directs de l'aquifère mais aussi à partir de la nappe lutétienne, soit par déversement latéral de la nappe, soit par percolation quand l'argile de Laon vient à manquer. Ces deux nappes fournissent l'essentiel de l'alimentation phréatique de la dépression de Cessières-Montbavin. Le faciès de ces eaux est bicarbonaté, calcique et magnésien du fait de la forte présence de matériaux calcaires. La nappe des

Source : MNHN

sables thanétiens, dits de Bracheux, est limitée par les argiles de Vaux-sous-Laon. À cause de la faible épaisseur de ces sables (30 à 40 m) et de la modeste superficie de leur affleurement, il s'agit d'une petite nappe, de volume et de débit faibles, dans laquelle l'épaisseur de la zone saturée en eau est généralement réduite. Très acide, du fait de la composition siliceuse des sables, elle ne modifie pourtant guère la teneur carbonatée des nappes supérieures, plus puissantes, quand celles-ci rentrent en contact avec elle. Cela peut se faire en fond de vallée, où toutes les eaux se mêlent, ou par percolation, quand les argiles sparnaciennes soumises à de nombreux changements de faciès, s'effacent. Ainsi, la dépression de Cessières-Montbavin présente un empilement d'aquifères, souvent reliés les uns aux autres par les discontinuités des couches imperméables. La vidange des nappes est favorisée par l'encaissement de la vallée et conduit à une alimentation en eaux essentiellement carbonatées. Notons toutefois une dissymétrie entre le versant oriental, où l'affleurement du Thanétien est extrêmement réduit et masqué en partie par des colluvions calcaires, et le versant occidental, où le long glacis observé est taillé dans ces sables de Bracheux, ce qui accroît la superficie de l'impluvium thanétien (FIG. 2). Cette diversité des aquifères est à l'origine, au sein de la dépression, de la juxtaposition de compartiments acides, marqués par des tourbières oligotrophes d'une grande richesse écologique, et de compartiments alcalins, alimentés par les eaux calcaires en provenance des versants et déterminant des tourbières basiclines tout aussi riches. Cette exceptionnelle configuration est à l'origine des études hydrogéologiques entreprises dans la dépression.

Les études hydrogéologiques les plus détaillées (SAJALOLI, 1982, 1983, 1986, 1993) ont été conduites dans l'impluvium acide situé immédiatement au sud du Bois de Rocq (FIG. 3).

Le secteur étudié se caractérise par l'avancée d'une "presqu'île" digitée dans le domaine marécageux. Le premier ensemble est composé de deux buttes de sables thanétiens appelées lande ouest (80 mètres d'altitude) et lande haute (81 mètres d'altitude), à l'est. Elles encadrent un vallon, dit lande basse, assurant la transition avec le complexe tourbeux (70 mètres d'altitude) qui comprend successivement le bois tourbeux amont, la tourbière acide, le bois tourbeux aval et le canal de drainage et qui accueille le réseau piézométrique le plus dense (maille décamétrique). La limite septentrionale du domaine d'étude est fournie par la parcelle ONF, installée dans le Bois de Rocq.

Pôle de l'acidité, la tourbière à Sphaignes centrale montre des pH exceptionnellement bas pour des milieux naturels (pH = 3,20) et contient plus d'une quarantaine de postes de mesures où les pH sont inférieurs à 4. À l'opposé, sur les marges orientales et occidentales du domaine étudié, les pH observés atteignent ou dépassent le seuil de la neutralité. La géographie de l'acidité des nappes, très stable dans le temps, montre ainsi une disposition concentrique irrégulière et détermine un isolat acide ceinturé par un domaine neutro-alcalin (FIG. 4). La présence de pH particulièrement bas au sein de la tourbière est liée à l'existence des Sphaignes, espèces acidifiantes (TOUFFET, 1969). Dans le domaine sec, l'acidité est d'abord liée à la présence des sables thanétiens de Bracheux. Fins, très purs, ils contiennent peu d'éléments susceptibles de donner des bases fortes et ont tendance à donner des podzols épais qui contribuent grandement à acidifier les précipitations puisque le processus de podzolisation, étudié en détail dans l'impluvium acide de Cessières (DE CONINK *et al.*, 1991), libère des acides forts issus, notamment, des substances organiques. Entre les buttes avancées de sables thanétiens, qui acidifient les eaux de percolation, et la tourbière à Sphaignes existe ainsi une véritable solidarité écologique favorable à l'installation puis à la croissance des Sphaignes (BOURNÉRIAS, 1975a). En définitive, le compartiment étudié constitue un véritable système acidifiant.

Toutefois son isolement étonne car il est entouré des nappes du calcaire lutétien et des sables de Cuise, très carbonatées (donc basiques), qui sont beaucoup plus puissantes en terme de débit et qui convergent vers le centre de la dépression. La cartographie de l'écoulement des nappes phréatiques au sein de ce secteur prouve, dans un premier temps, l'isolement hydrogéologique de l'impluvium acide (FIG. 4). Le tracé des courbes hydro-isohypses, l'étude des lignes de courant, montrent, en effet, un aquifère à nappes divergentes. L'impluvium acide apparaît ainsi hydrogéologiquement autonome par rapport aux domaines neutro-alcalins qui l'encadrent. Le pôle de l'acidité (pH < 4) est alimenté par les nappes acidifiées à l'amont; sa longue et étroite excroissance vers le nord, qui passe par la Lande Basse, correspond à des pentes de la surface piézométrique plus fortes, c'est-à-dire à un écoulement de la nappe plus rapide. Il en découle une mise en charge de la nappe à l'origine des manifestations artésiennes au contact lande-tourbière. Inversement, les domaines neutro-alcalins, à la diffluence des nappes, correspondent à un écoulement moins vif. De ce fait, l'impluvium acide de Cessières-Montbavin constitue, à la faveur de l'avancée des buttes thanétiennes, un compartiment hydrogéologique plus dynamique que l'aquifère carbonaté régissant l'ensemble de la dépression. Ce plus grand dynamisme est un facteur supplémentaire de son isolement. Enfin, ce dernier est sans doute favorisé par l'existence des buttons de grès situés au nord de la parcelle ONF, aux Blancs Sablons (FIG. 1 bis). Ces buttons de grès, fréquent dans les sables thanétiens, détournant ou plutôt ralentissant les nappes carbonatées provenant du versant nord, permettent, en aval, le développement de l'impluvium acide. Les eaux détournées rejoignent les eaux de surface, et notamment, à l'est, le ru de Pruzier qui, dès lors, roule des eaux alcalines.

Source : MNHN

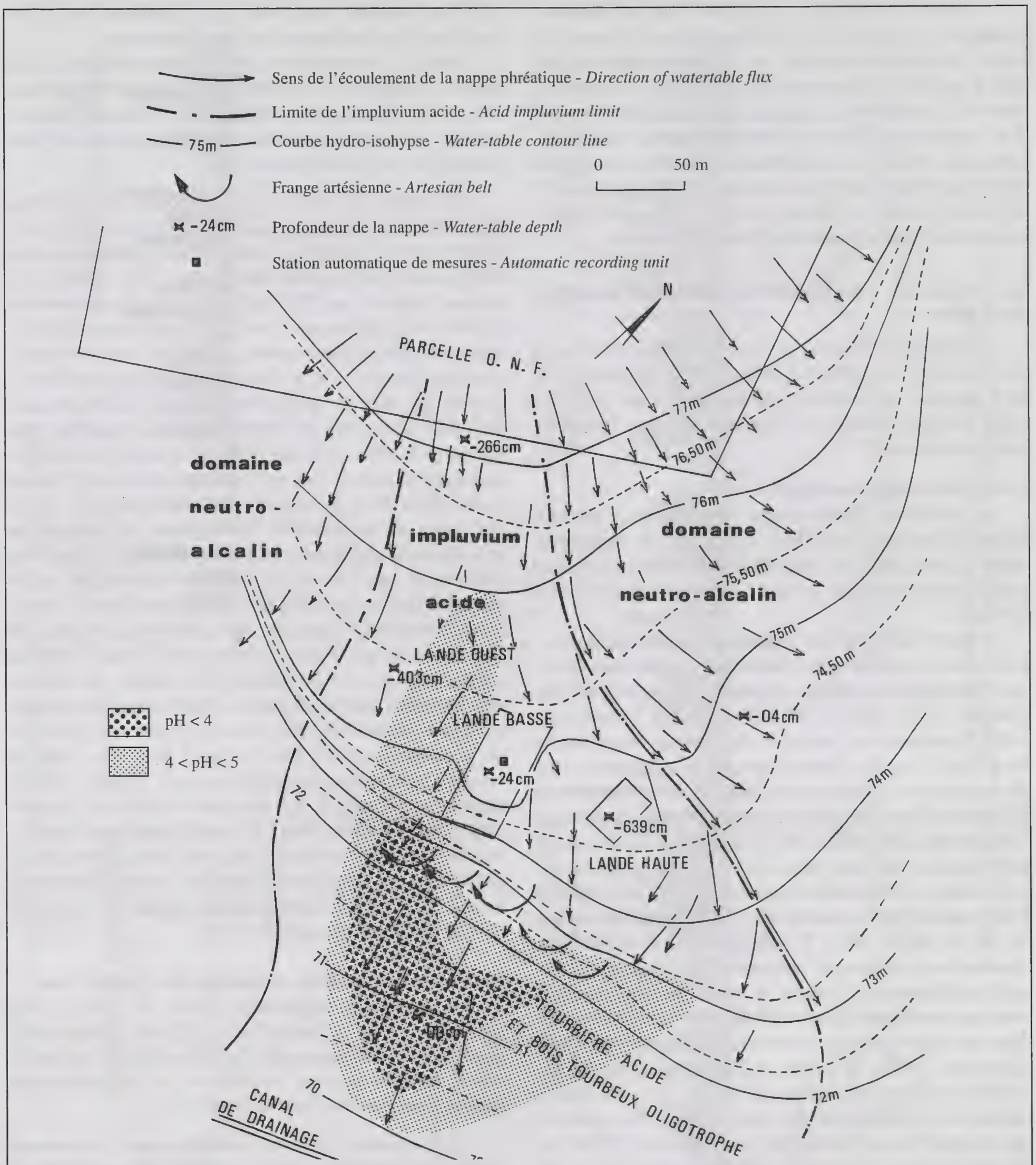


FIG. 4.– Écoulement de nappes et domaines hydrogéologiques.
Watertable fluxes and hydrogeological areas.

Source : MNHN

L'originalité physique de la dépression de Cessières-Montbavin apparaît ainsi clairement. Elle est d'abord liée à une circulation complexe des nappes s'organisant au sein d'aquifères hétérogènes qui permettent le contournement et l'isolement de compartiments acides au centre d'un impluvium régional carbonaté. Dans ces compartiments, des processus d'acidification topogènes développés au contact buttes-marais conditionnent la formation et la survie de tourbières à Sphaignes qui, à leur tour, contribuent à entretenir et à accroître l'acidité du milieu.

LE CYCLE DE L'EAU DANS SES DÉROULEMENTS NATURELS

La nature, la structure, le fonctionnement et l'évolution du complexe tourbeux sont étroitement dépendants de la dynamique du système hydrologique : l'eau est l'élément commun à tous ces espaces, celui qui détermine usages et paysages.

Les données topoclimatiques

La recherche climatologique stationnelle se poursuit depuis la fin des années 1960. À l'origine, les recherches mésologiques réalisées cherchaient à rendre compte des contrastes stationnels accusés dans la dépression de Cessières.

L'étude des contrastes thermiques, la plus achevée, a précisé les modalités et les facteurs de l'importante inversion thermique régissant la dépression (MORAND, 1971B ; PERRIER, 1973 ; MARTIN, 1982 ; GREGOIRE & MEKHARCHI, 1987). Parallèlement, un suivi régulier des températures du sol (de 50 cm à 8 mètres) a permis une meilleure compréhension de la répartition spatiale des groupements végétaux et fourni un indicateur des variations climatiques à long terme (GREGOIRE, 1988). Au point de vue des précipitations, les différentes techniques de mesures utilisées (il y eut jusqu'à 1200 pluviomètres dans le site) ont confirmé l'hétérogénéité de la répartition et de l'intensité de la pluie au sol (SALAZAR, 1971 ; TCHIBOZO, 1974) et montré que, contrairement aux massifs montagneux, les versants situés aux vents dominants, comme le Mont des Vaux, enregistrent une pluviométrie inférieure de 30 % à celle observée dans les fonds tourbeux (GREGOIRE & WICHEREK, 1986, GREGOIRE, 1990). D'autres mesures (ARNOULD *et al.*, 1986) ont permis de préciser le rôle du couvert végétal concernant l'interception des précipitations. Ces mesures qui prenaient en considération, non seulement le rôle des houppiers, mais également l'influence des litières, ont démontré l'importance de l'interception. Si les houppiers captent environ 40 % des précipitations, les litières interceptent à leur tour plus de 20 % du total. Sur les 773 mm de précipitations en 1980, seuls 262 mm, soit près de 35 % du total sont réellement parvenus au sol, l'interception étant maximale entre avril et septembre durant la période de végétation. Cet "écran vert" explique aussi la faiblesse du ruissellement sous forêt, qui n'est sensible qu'en juillet-août lors des averses les plus importantes.

Enfin, la détermination de l'évaporation potentielle suscita d'importantes recherches instrumentales et déboucha sur la mise au point, par F. MORAND, des unités évaporatoires compensées-régulées. Deux éléments principaux émanent de ces investigations :

La figure 2, extraite du Catalogue des Stations Forestières de l'Aisne médiane (ARNOULD, DAQUIN *et al.*, 1987), résume l'importance des contrastes stationnels dans la dépression de Cessières-Montbavin : "*entre un haut de versant exposé au SSW et le fond d'une dépression humide, les différences climatiques sont considérables. Sur le versant, la température annuelle moyenne est supérieure de plus de 3 °C à celle du marais en contrebas, le nombre de jours de gel par an (de 104 à 180) presque deux fois inférieures, et les précipitations beaucoup plus réduites (de 592 à 642 mm). On passe ainsi, en quelques centaines de mètres d'un milieu sec et relativement chaud à un milieu frais et humide*". Les conséquences qui en résultent pour la croissance des végétaux, la germination et la floraison des plantes sont importantes. Ces contrastes fournissent une des clés de l'étonnante diversité écologique. Ainsi, se juxtaposent des versants nord, frais, à flore forestière montagnarde, des pentes sud, chaudes, où l'on rencontre des espèces méridionales, et des fonds de vallées marqués par des climats très froids et humides où des tourbières acides ou alcalines renferment bon nombre d'espèces boréo-arctiques, voire des espèces relictuelles de la dernière période froide (FIG. 1 bis). Mais, loin de composer des éléments indépendants, chaque station contribue également à fixer les topoclimats de ses voisines (BOCK & GREGOIRE, 1986). La lande basse, par exemple, en canalisant les coulées d'air froid vers le fond de la dépression, favorise le maintien des espèces boréo-arctiques. Par contre, son boisement menace, à terme, le développement de la tourbière acide.

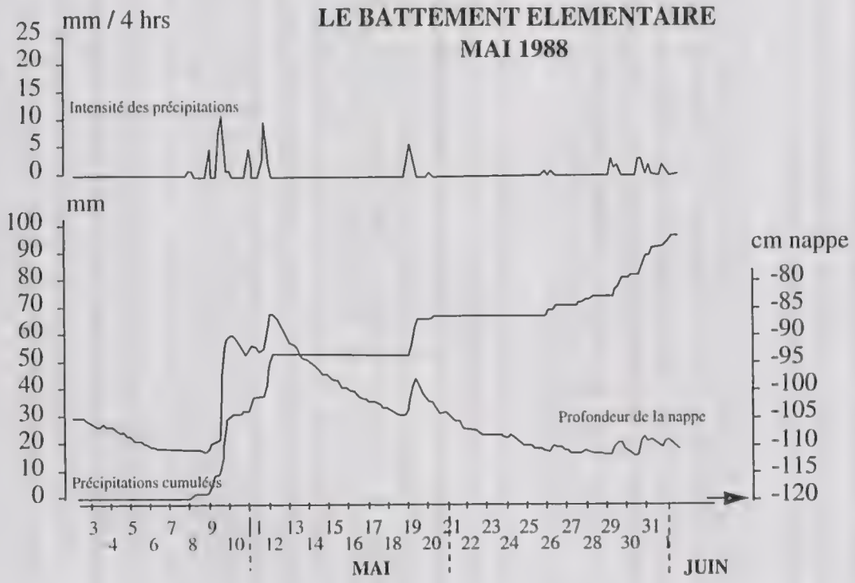
Dimensions temporelles et spatiales du cycle de l'eau

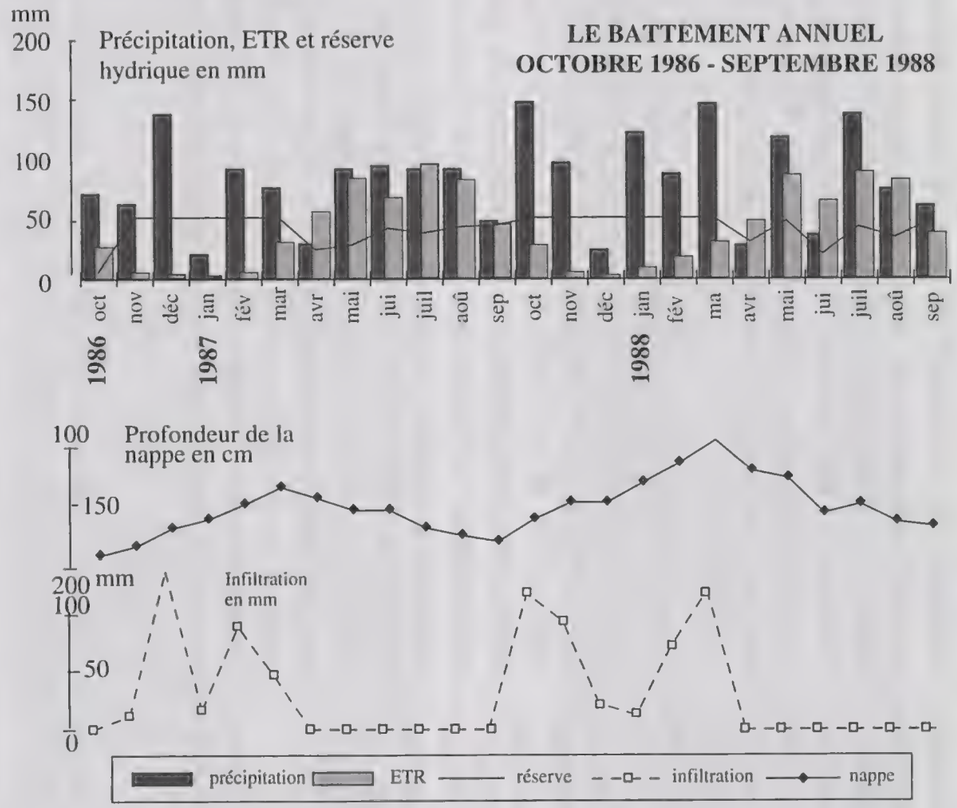
La dimension temporelle étudie les trois cycles emboîtés de l'eau, c'est-à-dire les épisodes élémentaires de charge ou de décharge de l'aquifère d'abord, les battements annuels ensuite, les effets de la succession des années sèches ou humides, enfin (FIG. 5).

1). L'examen du comportement quasi instantané (mesures de la profondeur de la nappe et des précipitations effectuées toutes les quatre heures, voire toutes les six minutes durant l'année hydrologique 1987-1988) de l'hydrosystème est conduit par une station automatique installée dans la station lande basse à l'interface lande à callune-tourbière à Sphaignes (SAJALOLI, 1993). Il permet en premier lieu de définir différents types saisonniers de dynamisme phréatique : le battement élémentaire en mai

Source : MNHN

LES CYCLES EMBOITES DE L'EAU A LA LANDE BASSEE





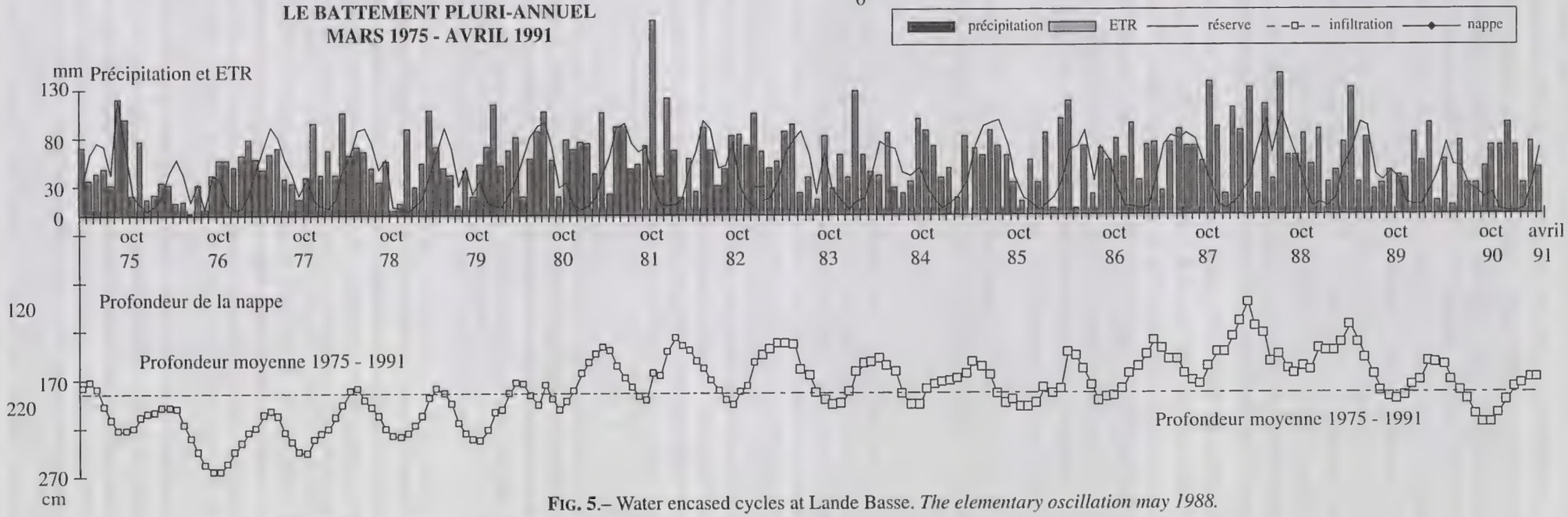


FIG. 5.– Water encased cycles at Lande Basse. *The elementary oscillation may 1988. The annual oscillation october 1986 september 1988. The pluriannual oscillation march 1975 april 1991.*

Source : MNHN

1988 (FIG. 5) est ainsi caractéristique d'une baisse de la nappe contrariée par une succession d'averses violentes au sein de longs épisodes secs[3]. Sur l'ensemble de la période étudiée, cet examen révèle en deuxième lieu l'extrême rapidité et la grande ampleur des réactions du niveau piézométrique : en quelques heures, celui-ci peut enregistrer des fluctuations correspondant à plus de 20 % de l'amplitude du battement annuel (85 cm en 1988). Ce suivi instantané détermine également la durée et les modalités des phases de charge et de décharge de l'aquifère (TAB. I et II). Les premières apparaissent comme un phénomène temporellement limité (24 % du temps annuel), les deuxièmes (66 % du temps dont 60 % pour les baisses lentes) sont les plus fréquentes et renvoient à l'importance des périodes d'absence de précipitation (74 % du temps). Enfin, l'analyse effectuée toutes les six minutes (FIG. 5 bis) révèle que l'alimentation phréatique s'effectue en cycles élémentaires d'ordre journalier largement influencés par l'intensité plus encore que par l'importance des précipitations.

2). L'étude des fluctuations saisonnières s'appuie, décade par décade, en partant de six années climatologiquement contrastées (1984-1990), sur les termes du bilan hydrique. Elle réaffirme l'existence du battement annuel[4] mais dévoile aussi les importantes disparités interannuelles marquant sa chronologie et sa puissance (SAJALOLI, 1986), comme l'atteste l'exemple des deux années hydrologiques 1986-1987 et 1987-1988, marquées par une vigoureuse ascension du toit de la nappe phréatique (FIG. 5)[5].

3). L'analyse des fluctuations pluri-annuelles (FIG. 5) a pu être conduite grâce à la constance et à l'ancienneté des relevés effectués dans le marais de Cessières. Nous disposons en effet de près de 20 années de mesures mensuelles (1974-1994), voire décadaires, du niveau des eaux pour 110 piézomètres. Les disparités sont liées à l'existence de quelques événements climatiques exceptionnels qui définissent de nouveaux niveaux de base. Par exemple, les fortes pluies de l'été 1980, effaçant la sécheresse de 1976, ont ainsi influencé pendant près de 10 ans la profondeur phréatique moyenne[6]. Ces événements isolés, dont les effets se compensent ou s'ajoutent à quelques années d'intervalle, prouvent la brutalité des manifestations naturelles dans les

---

[3] Commentaire de la figure 5 (le battement élémentaire) : Du premier avril 1988, où la nappe avait atteint son plus haut niveau depuis 1973, au 1er mai, les pluies ont été indigentes (17 mm) et l'évaporation forte : la baisse régulière de l'horizon liquide a atteint 24 cm. Cette même évolution prévaut du 3 au 6 mai. Le 9 mai, une averse violente, orageuse (intensité maximale de 75 mm par heure), tombant sur un sol en partie réhumecté par les pluies fortes et continues des 8 et 9 mai, provoque une hausse exceptionnelle (18 cm en 8 heures), enrayée dès que les pluies diminuent d'intensité mais qui reprendra au début de la deuxième décade de mai avec un nouvel orage. Du 11 au 18 mai, la baisse rapide puis lente des eaux phréatiques (18 cm en 8 jours) correspond au laps de temps nécessaire pour écouler le surcroît d'eau tombée sur l'ensemble de l'impluvium. De nouveau, du 18 au 20, on retrouve avec une moindre amplitude une oscillation tout aussi brusque de la nappe (hausse exceptionnelle de 6 cm en 12 heures puis baisse de 6 cm en 24 heures). La baisse s'amorce dès l'arrêt de l'averse et se poursuit même durant les pluies continues du 20 : en phase d'essuyage rapide, l'écoulement est plus important que l'apport d'eau issu des précipitations. Du 26 mai au 1er juin, les pluies pourtant soutenues (24 mm) ont perdu tout caractère violent : le toit phréatique ne connaît que des oscillations de faible amplitude n'enregistrant que deux séquences de fortes pluies. Toute cette période est caractéristique d'un mois de mai souvent orageux en Picardie.

[4] Commentaire de la figure 5 (le battement annuel) : Une période de charge constitue l'épisode de saison froide (novembre à avril) où la part des précipitations (plus abondantes, plus fréquemment violentes) susceptible d'atteindre l'horizon liquide est considérable. Le couvert végétal en intercepte peu, les horizons pédologiques humidifiés en début de saison en retiennent moins (la réserve utile du sol restant maximale). De plus, l'hiver thermique est responsable d'une évaporation physique très faible, d'une activité végétale très ralentie ne nécessitant que fort peu d'eau. L'épisode de décharge de saison chaude a surtout comme moteur la température qui, accélérant l'évaporation et favorisant le retour de la période végétative, contribue, non seulement à priver la nappe d'alimentation en eau, mais encore à la soumettre à la ponction des racines des végétaux et, dans les aires de faibles profondeurs (dans la tourbière acide ou en bas de versant de la lande basse, par exemple), à l'évaporation directe.

[5] En octobre 1986, elle est amorcée par les fortes pluies de décembre (136 mm) tandis que le schéma général hivernal est respecté. L'épisode marquant intervient durant la saison chaude 1987. Les précipitations estivales ne sont pas exceptionnellement fortes, mais elles sont constantes d'avril à août (elles ne sont jamais inférieures à 90 mm entre mai et août) et globalement supérieures à l'ETR. Elles suscitent une reconstitution précoce de la réserve (43 mm en août) et freinent considérablement la baisse de la surface piézométrique alors que le déficit d'évaporation (23,3 mm) est le plus faible que nous ayons enregistré. L'étiage 1987 s'établit ainsi à un niveau supérieur de 17 cm par rapport à 1986. L'année 1987-1988 reproduit, en l'amplifiant, ce scénario. Les pluies automnales, abondantes (146 mm en octobre, 96 mm en novembre), interviennent sur une réserve déjà reconstituée et sont directement disponibles pour la nappe. Son ascension est donc rapide. Après une courte rémission en décembre, elle s'accentue en janvier, en février et surtout en mars où des pluies toujours très puissantes (respectivement 121 mm, 87 mm et 145 mm) portent la surface piézométrique à un niveau jamais rencontré depuis que nous effectuons des mesures : 95 cm seulement de profondeur. La saison chaude 1988 est encore marquée par de fortes précipitations (117 mm en mai), par une réserve toujours proche de sa capacité au champ : le toit phréatique connaît même une hausse au cœur de l'été (+ 7 cm en juillet). A la fin de ces deux années hydrologiques humides, l'étiage de la nappe s'établit à 168 cm de profondeur en septembre ; il atteint ainsi une valeur voisine des niveaux les plus hauts de 1985 et de 1990.

[6] Les fortes précipitations de l'été 1980 ont brutalement rehaussé la profondeur moyenne du battement et effacé la sécheresse de 1976. Cette forte hausse intervient en plein cœur de la saison chaude, en juillet (197 cm en début de mois, 176 cm en fin, soit 21 cm), à l'issue de pluies abondantes (106,2 mm). Son ampleur s'explique également par les conditions climatiques des mois précédents et surtout par juin qui, très arrosé (85,9 mm), avait reconstitué la réserve utile. Elle a pour effet de fortement relever le niveau de l'étiage d'octobre 1980 (201 cm contre 233 cm en 1979) : c'est donc sur de nouvelles bases que débute la deuxième séquence. Remarquons que les trois années hydrologiques suivantes sont pareillement marquées par des précipitations soutenues qui assurent le maintien de la nappe à de hauts niveaux. C'est en particulier le cas d'octobre 1981 qui avec 158,8 mm détient le record de la période étudiée.

Source : MNHN

Tableau I.– Types et fréquence des précipitations.
Rainfall type and frequency.

T	Type de précipitations	% Du temps total de la période d'étude
AP 24	Absence de précipitation sur plus de 24 h.	66 %
AP 8	Absence de précipitation entre 8 et 24 h.	8 %
PI	Petites pluies isolées (Précipitation < 1 mm entre 8 et 24 h.)	1 %
PC	Pluie continue (Précipitation > 1 mm entre 8 et 24 h.)	15 %
FP	Forte pluie (Précipitation > 5 mm en 8 h.)	6 %
AV	Averse violente (Précipitation > 10 mm en 8 h.)	4 %

Tableau II.– Rythmes et fréquence des mouvements de nappe.
Water table movings rate and frequency.

	Types de mouvements de nappe	% du temps total de la période d'étude
BE	Baisse exceptionnelle : chute de la nappe de 2 cm ou plus en moins de 8 h.	1 %
BR	Baisse rapide : chute de 1 à 2 cm en moins de 8 h.	5 %
BL	Baisse lente : chute de 0,5 à 1,5 cm étalée sur 24 h. au moins	60 %
S	Stagnation : variation nulle sur au moins 24 h.	10 %
HL	Hausse lente : ascension de 0,5 à 1,5 cm sur au moins 24 h.	9 %
HR	Hausse rapide : ascension de 1 à 2 cm en moins de 8 h.	13 %
HE	Hausse exceptionnelle : ascension de 2 cm ou plus en moins de 8 h.	2 %

milieux tempérés de plaine trop souvent considérés comme figés et immuables. Néanmoins, à l'échelle de la décennie, l'efficacité de ces événements exceptionnels est davantage due à la durée et à la régularité du phénomène (sécheresse ou séquence hyper-humide) qu'à leur intensité mesurée à l'échelle du mois. Par exemple, le mois le plus pluvieux (octobre 1981) de la période n'a pas entraîné de bouleversements majeurs dans la vie de la nappe du fait de son isolement; de même, la succession la plus sévère de deux mois secs (octobre-novembre 1978) n'induit aucune sécheresse importante car les mois qui les encadrent sont normalement arrosés. En revanche, les phases de rupture de séquence se comprennent à la faveur des 5 ou 6 mois précédents, voire davantage (9 mois) pour la sécheresse de 1976 et les hautes eaux de 1988. Ceci constitue un contraste frappant avec la perception habituelle de ces événements climatiques par les médias. La sécheresse y répond toujours au paradigme chaleur-insolation-été, mésestimant ainsi l'indigence des précipitations de saison froide, à peine remarquée ou appréciée car la France est au travail. En revanche, les variations climatiques de saison chaude sont davantage perçues mais cette prise de conscience est immédiate, car elles sont rarement invoquées pour expliquer les inondations ou les hautes eaux pouvant intervenir le printemps suivant.

La dimension spatiale du cycle de l'eau tente de préciser les variations géographiques suscitées par la mobilité fonctionnelle de l'hydrosystème. Ces études sont entreprises par l'intermédiaire de transects piézométriques, transversaux et longitudinaux, qui ont permis l'observation du dynamisme spatial du marais, notamment sur ses marges où les pressions anthropiques sont plus importantes. Le resserrement des transects permet enfin de raisonner en terme de réseau de mesures et d'élaborer des cartes d'ensemble des dynamiques de l'eau (Sajaloli, 1986). Dans le complexe tourbeux, l'eau est continuellement présente, mais jamais fixe : elle connaît des variations spatio-temporelles importantes qui s'intensifient en approchant des marges du marais. En effet, si au centre de la tourbière acide la nappe apparaît remarquablement stable (elle ne connut, par exemple, qu'un faible enfoncement en été 1976), ses périphéries, selon les types de séquences bioclimatiques annuelles, s'apparentent à des "milieux secs" quand la nappe en fin de saison froide fluctue de 30 cm à 50 cm de profondeur et atteint plus de 1,5 mètre à l'étiage. Au contraire, elles sont "humides" quand la surface piézométrique est subaffleurante en mars et à peine enfoncée de 40 cm en fin d'été. Or, bien des aménagements (la plantation de peupliers notamment), conçus lors d'une succession d'années sèches, s'avèrent tout à la fois préjudiciables pour le milieu palustre et peu rentables pour leurs promoteurs dès qu'une succession d'années humides intervient. On touche ici un autre aspect fondamental du fonctionnement de cet hydrosystème à savoir l'impact des interventions humaines.

Source : MNHN

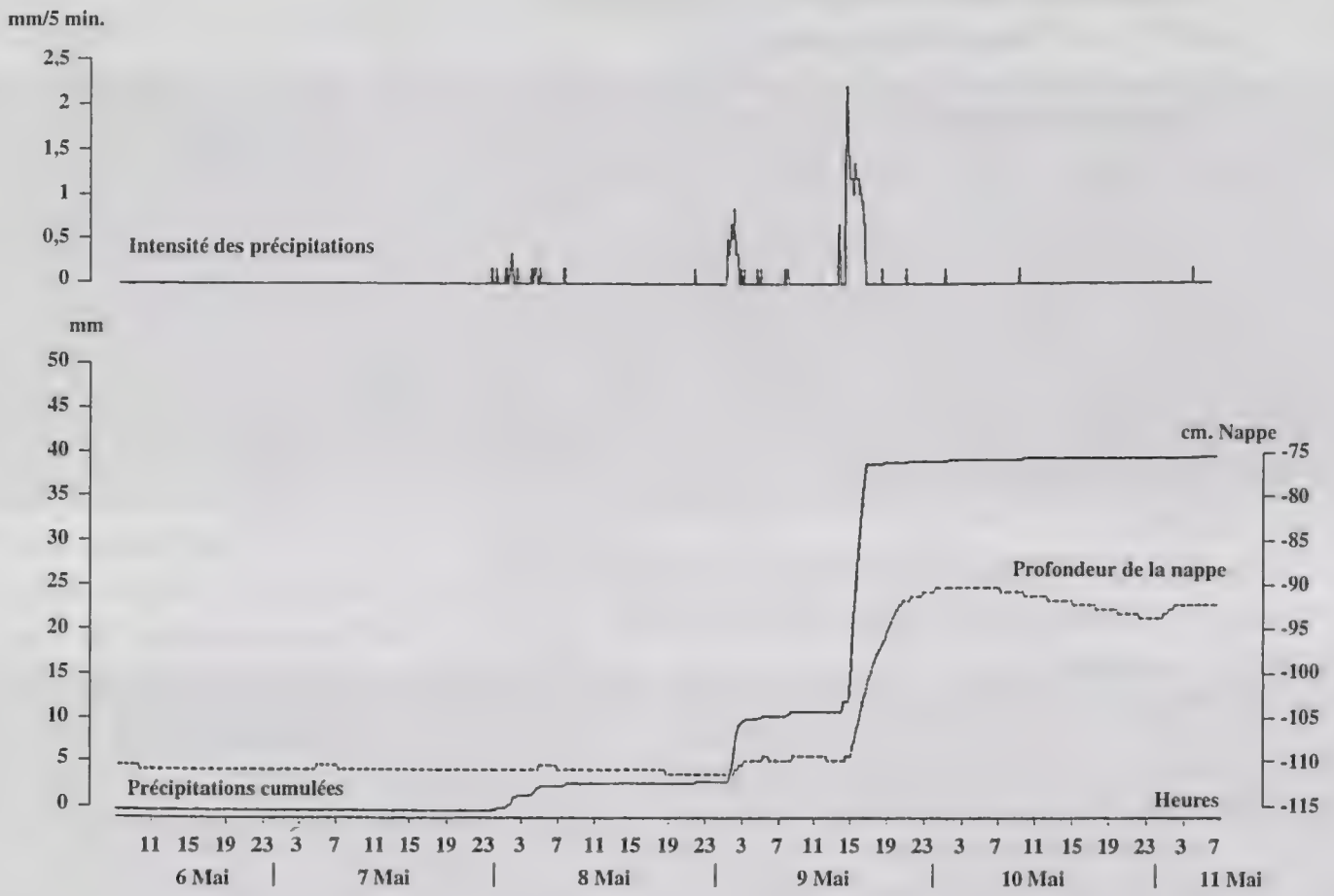


FIG. 5 bis.– Nappe et précipitation toutes les six minutes (6-11 mai 1988).

Water table level and rainfall every six minutes 6-11 May 1988.

EFFETS DES INTERVENTIONS ANTHROPIQUES

MISE EN VALEUR ET CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES

Ancienneté de la mise en valeur des zones humides laonnoises

L'ancienneté de la mise en valeur des zones humides laonnoises (BURNER, 1987 ; SAJALOLI, 1993) conduit à évaluer le poids des interventions anthropiques dans le fonctionnement de l'hydrosystème tourbeux. Nous donnerons deux exemples d'impacts des interventions anciennes et contemporaines.

D'une part, bien des éléments permettent d'attribuer à l'homme l'existence et le développement du système acidifiant, et donc le compartimentage entre tourbières acides et alcalines. L'étude de la tourbière acide a en effet montré que, sur ses marges, la date de sa formation était contemporaine du défrichement des buttes (2000 à 3000 ans BP) et pouvait correspondre à la disparition d'une chênaie sessiliflore et à son remplacement par une lande à Callune (MORAND, 1975a, MORAND & BARTHELEMY, 1976). Or, ce dernier groupement, plus acidophile, aurait entraîné une intensification de la podzolisation à l'origine de la formation et de la survie de la tourbière oligotrophe. On retrouve ici l'ampleur des interactions entre facteurs physiques et humains qui conditionnent le fonctionnement de ces milieux de fond de vallée (SAJALOLI, 1994). D'autre part, les phénomènes artésiens constatés dans le nord de la tourbière acide ne peuvent, sur le plan hydrostatique, s'expliquer par la seule mise en charge de la nappe. Il faut alors invoquer l'hétérogénéité de la tourbe et l'existence de nappes captives et semi-captives. Cette hétérogénéité est liée à une alternance de tourbes et de passées sableuses mêlées à des colluvions moins perméables. Or, ces accumulations d'origine solifluidale sont issues des défrichements locaux des buttes thanétiennes, effectués vers 2500 - 2800 BP (MORAND, 1975a), et du remplacement de la chênaie sessiliflore par la lande à callune. Ces colluvions ont recouvert la tourbe avant d'être, à leur tour, recouvertes par des tourbes acides dont l'épaisseur varie de 0,60 m à 1,30 m. C'est cette disposition qui, permettant de distinguer trois types de nappe (les nappes captives, semi-captives et libres), est à l'origine de l'aquifère multicouche et de la complexité hydrogéologique de la tourbière acide.

Les processus de transport qui viennent d'être évoqués, et dont on perçoit l'importance écologique dans l'ensemble de la dépression, ont été étudiés très précisément. À l'aide de parcelles expérimentales installées sous différents couverts végétaux, des mesures ont été réalisées pendant plus de 10 ans. Elles démontrent la réalité des ruissellements superficiels et hypodermiques en climat tempéré, l'ampleur de l'ablation sur sol nu (51,2 T/ha/an sur le versant du Mont des Vaux, caractéristique du Bassin Parisien), beaucoup plus limitée en revanche sous forêt (0,2 T/ha/an sous une pineraie équienne), et pratiquement nulle sous pelouse calcaire (0,05 T/ha/an) (WICHEREK, 1988, 1995).

Les interventions actuelles

Dans la dépression de Cessières-Montbavin, les interventions actuelles se manifestent principalement par une exploitation des ressources en bois et par diverses tentatives de curage des fossés. Un modèle général lie d'abord les coupes forestières à un relèvement des nappes et à un maintien de la tourbière acide (MORAND & BARTHELEMY,

Source : MNHN

1976); en 1970, la coupe des pins dans la lande basse avait en effet correspondu à une remontée sensible du plan d'eau dans la bétulaie à Sphaigne du bois tourbeux d'amont. Néanmoins, d'autres investigations ont montré une influence moins univoque (SAJALOLI, 1993). Après l'exploitation complète de toutes les ressources en bois intervenue entre 1983 et 1984, trois situations ont été observées : dans les aires marécageuses de pied de versant, les coupes contribuent à abaisser la nappe si l'écoulement d'amont est rapide, à la relever s'il est faible. Elles la relèvent aussi dans les secteurs d'enfoncement phréatique moyen (2 à 4 m), mais restent sans effets sensibles si la nappe est plus profonde (plus de 4 m). Dans tous les sites, les coupes entraînent surtout une modification du calendrier du battement et diminuent la singularité fonctionnelle des milieux. Le curage des fossés a, quant à lui, effectivement contribué à l'enfoncement, a priori néfaste, des niveaux piézométriques notamment à proximité des fossés. Il a également favorisé l'évacuation des eaux alcalines, et donc l'isolement et la préservation de la tourbière acide.

Ainsi, face à la dynamique naturelle actuelle, boisement et atterrissement progressif du site, les interventions humaines principales, exploitation du bois et curage des fossés, ont souvent des effets inattendus, et même parfois contraires aux objectifs poursuivis, notamment sur les marges des systèmes tourbeux. Leurs répercussions ne peuvent se comprendre, et même parfois s'appréhender, que par une étude fine du milieu physique associée à une analyse qui explore le versant social des interventions (répétitivité des coupes, essences des plantations…), et qui retrace les modes anciens de valorisation du milieu par l'homme (et notamment les défrichements successifs). Nous mesurons l'ampleur des interactions entre les faits physiques et les faits humains; nous réalisons également l'impérieuse nécessité, mais aussi la difficulté, d'intervenir avec discernement sur les milieux humides.

DIFFICULTÉ DE LA GESTION PATRIMONIALE

Une intervention indispensable

Sur l'ensemble de la dépression, ce sont les milieux ouverts (landes, pelouses et tourbières) qui recèlent les espèces remarquables, de caractère souvent héliophile. Or, depuis près de trente ans maintenant, on assiste, à l'instar de la plupart des milieux humides de fond de vallée (BOURNÉRIAS, 1987) à une régression de ces milieux au profit de formations arbustives et arborées beaucoup moins riches. Un tel constat repose à la fois sur l'observation visuelle, sur l'analyse des cartes et des photographies aériennes (JOLY, 1989). D'après ces documents, les espaces entièrement découverts en 1947 ont connu une fermeture progressive à partir des années cinquante. Cette évolution a nécessité des opérations de nettoyage et de débroussaillage, dans un premier temps en secteur acide, puis plus récemment en secteur alcalin.

Entre 1969 et 1985, de nombreuses coupes avec extraction de souches ont permis le maintien des landes et de la tourbière. À partir de 1988, le milieu alcalin a été l'objet non seulement d'un débroussaillage mais aussi d'une éclaircie dans une roselière envahissante et pauvre du point de vue floristique. Des opérations similaires ont été menées au Mont des Vaux.

Ces travaux ont permis de restaurer un paysage ouvert qui avait pratiquement complètement disparu depuis une vingtaine d'années et qui était caractéristique de ces milieux. Il s'en faut que les surfaces ainsi reconquises soient suffisantes pour résister d'elles-mêmes à la reconquête forestière, et leur entretien est quasiment une nécessité, justifiant ainsi les nombreuses tentatives de protection. Il a alors été possible d'observer une recrudescence de plusieurs espèces qui étaient devenues fort discrètes, en particulier *Menyanthes trifoliata* (dans les deux zones), *Pedicularis palustris* (en zone Montbavin), *Galium boreale*, *Eriophorum angustifolium* et *Salix repens* subsp. *angustifolia* (en zone Laniscourt). Si l'entretien se poursuit, il est fort probable que les autres espèces profiteront également de l'espace nouveau qui leur est offert.

Les tentatives de protection du site et leurs échecs.

La nécessité de mesures propres à assurer la pérennité d'un tel patrimoine naturel apparaît clairement. Outre la présence d'un nombre important d'espèces végétales légalement protégées, il importe de citer à cet égard la directive européenne 92/43/CEE du Conseil de l'Europe du 21 mai 1992, "*concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages*". Est rassemblé ici un nombre important de milieux "*d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation*". Malgré les incertitudes et les lacunes dans la rédaction de la directive, on peut y reconnaître successivement : les landes humides à *Erica tetralix*; les landes sèches et leurs divers groupements satellites; les pelouses sur calcaire; les prairies à Molinie; les tourbières à Sphaignes actives ou susceptibles de régénération; les marais calcaires et tourbières basses alcalines; les hêtraies calcicoles; les forêts de ravin du *Tilio-Acerion*, soit un nombre important d'habitats d'intérêt communautaire, rarement réunis en une aire aussi restreinte.

Il est donc à souhaiter qu'un tel complexe biocénotique bénéficie de mesures légales de conservation, appuyées sur une gestion d'ensemble, parfaitement compatible avec les multiples vocations du site, qu'il s'agisse de la poursuite de la chasse ou d'actions déjà menées par la Station de Recherches de Cessières en matière de génie écologique et de pédagogie de l'environnement.

Source : MNHN

Cette nécessité ne date pas d'hier. Dès les années 1960 dans les marais de Cessières-Montbavin, de nombreux projets de protection émanant d'organismes régionaux ou nationaux sont lancés et soumis à l'approbation des sociétés locales. Violemment et unanimement contestés jusqu'à aujourd'hui (FIG. 6), ils ne sont pas encore en passe d'aboutir, mais soulèvent moins d'opprobres.

Suivre 30 ans de conflits liés à la défense de la Nature, c'est en quelque sorte retracer une double prise de conscience. La reconnaissance par le socio-système local de la valeur des marais permet la diffusion des idées de gestion conservatoire de ces milieux. Inversement, la plus grande attention que les protecteurs de la nature portent au rôle déterminant des acteurs locaux dans l'entretien des aires palustres facilite la concertation et l'accueil des mesures de protection. Prélude à "*l'exploitation rationnelle des zones humides et à leur utilisation durable au profit de l'humanité d'une manière compatible avec le maintien des propriétés naturelles de l'écosystème* "(HOLLIS *et al.,* 1988), ce rapprochement découle de la succession des conflits, des solidarités nouvelles qui en ressortent et des mutations socio-démographiques des populations laonnoises.

Quatre tentatives de protection des marais de Cessières-Montbavin peuvent être distinguées :

Dès 1964, sous l'initiative de M. BOURNÉRIAS, le classement des marais est à l'étude au Conseil National de la Protection de la Nature (CNPN) ainsi qu'à la Commission Départementale des Sites de l'Aisne. Le 2 juillet 1966, le CNPN émet un avis favorable quant à la création d'une réserve, M. BOURNÉRIAS dresse alors, en 1967, un projet de réserve concernant 124 hectares de marais ; il est adopté à l'unanimité par la Commission des Sites (8 juillet 1967), approuvé par la DDAF en 1968 et par les communes concernées (Cessières-Montbavin et Laniscourt) à condition qu'aucune charge supplémentaire ne leur soit imposée et que la chasse soit maintenue. Les mesures souhaitées portent sur la surveillance des incendies, l'interdiction de l'extension des peupleraies dans les secteurs non boisés, la coupe des arbres pionniers de la lande et de la tourbière, l'entretien de la rigole axiale pour maintenir l'écoulement libre, le maintien de la forêt marécageuse périphérique et celui de la chasse selon les règlements en vigueur. Il échoue in extremis lorsqu'une modification intègre une demande éventuelle aux communes sur

MARAIS DE CESSIERES-MONTBAVIN
Superficie totale : 380 hectares
Classé au premier rang de l'inventaire des sites de l'Aisne (BOURNÉRIAS, 1975)

OBJECTIFS	ORIGINES	ACTEURS	ACTEURS	ORIGINES	OBJECTIFS
Création d'une réserve biologique comprenant 124 hectares en réserve naturelle et un périmètre de protection de plus de 600 hectares	nationale	MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT	COMMUNE DE CESSIERES ET DES ALENTOURS	Locale	Défense du patrimoine local, de la propriété et des usages traditionnels :
	régionale	D.I.R.E.N ex D.R.A.E	SOCIÉTÉS DE CHASSE VILLAGEOISES	Locale	– Drainage – Plantations de peupliers – Coupe de bois – Chasse – Creusement d'étangs
	départementale	D.D.A.F.	AGRICULTEURS	Locale	
Gestion conservatoire de l'espace par le Comité Consultatif de la Réserve Naturelle	nationale	Scientifiques dont UMR 180 CNRS/ENS			Maintien du pouvoir sur l'espace
	locale	ADREE (Association pour le Développement de la Recherche et de l'Enseignement sur l'Environnement)	PROPRIÉTAIRES	Locale	Protection des marais contre l'établissement des touristes

ARBITRE : PRÉFECTURE DE L'AISNE
Outils d'expression : Enquête publique

D'APRES ARNOULD & SAJALOLI (1990)

FIG. 6.– Conflit 1982-1983 sur le projet de réserve naturelle du marais de Cessières-Montbavin. Double flèche = ligne de démarcation.

Natural reserve of Cessières-Montbavin bog 1982-1983 conflict.

Source : MNHN

les possibilités d'acquisition des communaux par l'État (à l'amiable ou après une déclaration d'"utilité publique") et soumet le contrôle de la réglementation applicable dans le périmètre de la réserve à la surveillance d'un agent de l'Office National des Forêts (ONF). Se sentant dépossédés de leurs biens, craignant de ne plus pouvoir rester les maîtres de la gestion de leur territoire communal, les Conseils Municipaux refusent tous la réserve en 1969.

En 1970, de nouvelles négociations s'engagent. L'État renonce à acquérir les communaux, l'exercice de la chasse est, après une série de déclarations contradictoires, officiellement maintenu dans ses formes, mais la méfiance des communes et surtout de leurs chasseurs, quelques imprécisions sur les servitudes de gestion font, en 1975, échouer ce deuxième projet défendu avec acharnement par F. MORAND (MORAND, 1975b).

En 1976, le troisième projet s'engage sur de solides bases. À la demande du Ministère de la Qualité de la Vie, une étude écologique est conduite par M. BOURNÉRIAS et M. TOMBAL pour l'Atelier des Sites et Paysages de Picardie (BOURNÉRIAS, 1975b). Le projet de réserve biologique de 1980 en découle directement et s'avère plus ambitieux que les précédents (BOURNÉRIAS, 1980). Il concerne les 8 communes de la dépression et des plateaux adjacents, 285 propriétaires, plus de 700 hectares dont à peine 162 appartiennent aux communes. L'importance de la surface se justifie car les mesures de conservation visent à classer une aire suffisamment vaste pour s'assurer du contrôle de tous les facteurs naturels et de toutes les modifications introduites par les hommes : "*Il ne faut pas trop compter sur la persistance du "miracle écologique "qui a permis jusqu'ici la conservation* (de la végétation exceptionnelle des marais de Cessières-Montbavin), *mais il devient nécessaire d'édicter des mesures de conservation. Réaliser un classement suppose la volonté de tout mettre en œuvre pour que les biotopes concernés, et les biocénoses qui en dépendent, soient effectivement conservés;* (...). *Il est donc vain, sous peine de ne réaliser qu'un simulacre de protection, de ne classer en réserve biologique que les tourbières et marais de Cessières-Montbavin-Laniscourt* " (BOURNÉRIAS, 1980). Le CNPN donne un avis favorable le 15 juin 1983. L'enquête publique, en décembre 1983, consigne la très vive opposition des communes concernées et de leurs habitants, une association de lutte contre le projet, animée par le maire de Cessières, se crée même en 1984 avec un titre évocateur : "*Association de propriétaires ou non, par les habitants ou non de la commune de Cessières, concernés par le projet de classement en réserve naturelle des marais de Cessières-Laniscourt-Montbavin; son objet : protection, libre gestion et disposition des droits réels de ses membres sur le patrimoine de la commune de Cessières* ". Elle regroupe l'ensemble des usagers des marais, scientifiques du Centre de Recherche de Cessières exclus, et génère de vigoureux conflits allant même jusqu'à la destruction volontaire de matériel de mesures sur les parcelles d'expérimentation. L'enquête publique conclut donc à l'"*opposition unanime hostile des gens du pays et des élus locaux*". Le Préfet interrompt alors la procédure.

Depuis, les tentatives de conciliation se multiplient pour trois raisons essentielles :

D'une part, les profondes transformations de la population communale intervenues depuis 1982 ont considérablement affaibli le "front du refus" à la réserve. Parmi les 5 communes accueillant le complexe tourbeux (Cessières, Faucoucourt, Laniscourt, Molinchart, Montbavin), celle de Cessières (416 habitants en 1990) est à la fois la plus peuplée (36,3 % de l'ensemble) et celle qui détient l'espace palustre le plus important (41 %). Or, elle connaît depuis 1975 une croissance spectaculaire (de 247 à 416 habitants) due à un solde migratoire extrêmement important (près de 4 % par an entre 1982 et 1990) et au retour, du fait du renouvellement de la population, d'une croissance naturelle franchement positive depuis 1982 (0,84 % par an). Cette croissance démographique s'est accompagnée d'un formidable rajeunissement de la population communale (en 1975, les 0-19 ans ne représentaient que 26,3 % de la population soit moins que les plus de 60 ans (28,7 %); en 1990, ces taux s'élèvent respectivement à 33,4 % et 15,4 %) et d'un bouleversement de la vie communale (en 1975, 31,6 % des 76 actifs ayant un emploi travaillaient à Cessières même; en 1990, seulement 16,1 % des 168 actifs ayant un emploi continuent à le faire). Les nouveaux habitants, travaillant essentiellement dans l'agglomération laonnoise, sont à la recherche d'un cadre de vie de qualité et en particulier de milieux "naturels", de coins "sauvages", qui, comme le marais de Cessières, sont propices à leur détente[7].

D'autre part, la municipalité de Cessières est financièrement intéressée aux mesures de protection et aux expériences scientifiques par la location, à l'UMR 180 CNRS/ENS de Recherches, d'une parcelle de 5 hectares de marais; les coupes de bois de l'ensemble de l'impluvium acide (1985-1986) se sont effectuées d'un commun accord entre les habitants du village, la commune et le Centre.

Enfin, les chasseurs de gibier de terre, suivant les conseils de la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Aisne, ont vu tout l'intérêt qu'il y a à s'associer à une action de protection de la nature. Parallèlement, une large concertation est engagée depuis 1987 par la Direction

[7] Une enquête réalisée le 8 mai 1985 a permis de dresser, auprès de 87 personnes, le portrait-robot du visiteur forestier cessiérois (ARNOULD, 1986). Il fréquente souvent la forêt, essentiellement à pied, habituellement en famille, plutôt au printemps, souvent en fin de semaine, fondamentalement pour son loisir et en changeant majoritairement de lieux de promenade d'une fois à l'autre.

Source : MNHN

Régionale de l'Environnement de Picardie (DIREN anciennement DRAE) et la DDAF de l'Aisne.

Aujourd'hui, un compromis semble péniblement se dessiner. Le périmètre de protection a été supprimé, la superficie de la réserve a été considérablement réduite (192 hectares) et n'intéresse plus que trois communes : Cessières (90 ha), Montbavin (35 ha) et Laniscourt (67 ha). Le projet de décret pour la création d'une Réserve Naturelle a déjà été accepté par Laniscourt (Conseil Municipal du 28 mai 1990) et Montbavin (Conseil Municipal du 25 juin 1990). Pourtant, malgré la multiplication des réunions de concertation, malgré les pressions exercées par le CNPN qui s'est déplacé pour la circonstance à Cessières, le Conseil Municipal de Cessières a refusé le projet de décret le 25 octobre 1991 et s'oriente vers une "convention" État-commune d'autant plus inadaptée qu'elle accepte toutes les contraintes inscrites dans le cahier des charges du projet, mais ne permet pas le versement d'une subvention du Ministère de l'Environnement pour la gestion de l'espace à protéger. Notons que ne limitant ni l'exercice de la pêche et de la chasse, ni la récolte des champignons et des mûres, ni même la poursuite des activités forestières et pastorales, la réglementation est peu contraignante pour les usagers traditionnels du marais.

Parmi les motivations justifiant le refus, la volonté de rester seul maître du patrimoine communal, de ne pas le co-administrer avec les autres communes et représentants intéressés par le biais du Comité Consultatif de la réserve, la crainte du pouvoir préfectoral qui nomme le Comité Consultatif de la réserve, semblent très fortes. En outre, la peur de l'interdiction de la chasse, celle, irrationnelle, de l'envahissement du marais par des centaines de touristes dès la promulgation du décret, sont également avancées. Il faut surtout, selon nous, de la part d'un Comité qui fut dix ans auparavant le chef de file des opposants au projet, voir là les séquelles du conflit précédent et une nette volonté de ne pas perdre la face. Quoi qu'il en soit, le dossier d'enquête publique est réalisé en mars 1992 (FRANCEZ, 1992) et le classement suit son cours.

En cas de réussite, cela constituera une nette victoire pour la protection de la nature mais aussi pour l'ensemble des communes limitrophes et des usagers. L'appellation Réserve Naturelle est d'abord un label de qualité qui récompense un patrimoine national et qui rejaillit sur tout l'espace environnant. Elle est ensuite la preuve que le milieu peut être préservé en consultant systématiquement, aujourd'hui dans le cadre d'une enquête publique, demain dans celui du Comité Consultatif, les différents intervenants : il ne peut y avoir de protection sans gestion, ni de gestion sans concertation. Véritable vocation du marais tant par les revenus qu'elle dégage que par la qualité de gestion des milieux qu'elle dispense, la chasse, sous réserve d'une stricte application des règlements en vigueur, ne doit pas être écartée des projets[8]. L'association des chasseurs et des protecteurs, loin d'être celle de la carpe et du lapin, est le fondement même de la conservation de la plupart des zones humides picardes.

CONCLUSION

Au terme de cette synthèse, il est possible d'esquisser un bilan sommaire de l'intérêt exceptionnel de la dépression de Cessières-Montbavin :

• Elle présente un remarquable complexe de groupements végétaux d'écologie contrastée, la plupart d'importance communautaire au titre de la "Directive Habitats", qu'ils soient menacés, sous forme d'isolats, ou en limite de leur aire géographique. Ses richesses floristiques, chorologiques et écologiques en font l'un des sites marécageux majeurs de Picardie.

• Elle offre des particularités mésologiques étonnantes (inversion thermique, gels estivaux...) qui en font une véritable référence topoclimatique à comparer avec d'autres ensembles équivalents.

• Elle constitue un exemple significatif des multiples fonctions écologiques des milieux marécageux (piégeage des pluies polliniques mais aussi des matériaux sédimentaires, témoignant de phénomènes de paléo-érosion des sols...).

• Elle fournit un modèle original du comportement de nappes phréatiques à la chimie contrastée et de leur plus ou moins grande sensibilité aux activités humaines (coupes d'arbres, curage des drains...).

• Elle a servi de base pour des études fondamentales sur la typologie des stations humides, transposées ensuite à l'échelle régionale (Marais de la Souche, Vallée de l'Ailette, de l'Aisne, de l'Ardon...).

• Elle a été l'objet de nombreux travaux pilotes de cartographie thématique à différentes échelles, sur la structure et la physionomie de la végétation, la composition ligneuse, la chorologie, des groupements végétaux...

• Elle permet de mener des études fines sur le passé de ces lieux, tantôt délaissés, tantôt convoités, situés à la périphérie des finages villageois mais se trouvant, actuellement, au cœur des conflits entre différentes catégories sociales.

• Elle tient un rôle pilote dans des opérations d'éducation à l'environnement. Depuis 25 ans, en liaison avec le Comité Départemental du Tourisme de l'Aisne (CDTA), le Centre Permanent d'Initiation à l'Environnement de Merlieux (CPIE des Pays de l'Aisne) et le Conseil Général, des milliers de visiteurs y ont été accueillis, guidés et informés (grand public, scolaires, universitaires,

[8] L'entretien des layons de chasse au sein des roselières et des espaces de tourbière menacés par l'embroussaillement constitue un mode de gestion particulièrement favorable à la conservation des héliophites turficoles.

Source : MNHN

chercheurs français et étrangers…) sur le terrain et en salle (réalisation d'une exposition permanente sur de grands thèmes environnementaux, inaugurée en 1985).

À la croisée de ces multiples pôles d'intérêts, la dépression de Cessières-Montbavin est devenue un des sites de référence du Nord de l'Île de France, au contact des plaines de la craie. C'est un lieu où phénomènes naturels et enjeux culturels interfèrent depuis des siècles de façon subtile, où la richesse écologique est confrontée à la diversité sociale. Ce laboratoire de terrain est en fait un véritable condensé de la plupart des questions vives que posent actuellement les politiques d'environnement.

BIBLIOGRAPHIE

ARNOULD, P., 1971.– Intérêt des cartes à grande échelle et des plans en phytogéographie. Présentation de quelques exemples pris dans le marais de Cessières-Montbavin (Aisne), *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, n° 387-388, pp. 161-168.

ARNOULD, P., 1986.– Sous les mots la forêt : recherches sur la toponymie et les paysages en forêt de Saint Gobain et de Coucy-Basse, *Hommes et Terres du Nord, Actes du Colloque du Groupe d'Histoire des Forêts Françaises "Du pollen au cadastre"*, Lille, 1985 : 221-226.

ARNOULD, P., REMON, C., SIMON, L., 1986.– Forêt et morphogenèse en milieu tempéré humide, l'écran vert, chute des feuilles et apport de litière au sol. L'exemple du réseau stationnel de Cessières (02 Aisne). *Hommes et Terres du Nord*, 4 : 277-287.

ARNOULD, P., DAQUIN, J-P., MAUCORPS, J., SOLAU, J-L. *et al.*, 1987.– *Catalogue des stations forestières de l'Aisne médiane, Chambre d'Agriculture de l'Aisne, D.D.A.F. de l'Aisne,* E.N.S. Fontenay/Saint-Cloud, 2e édition 1990, 263 p.

ARNOULD, P. & SAJALOLI, B., 1990.– Les marais de la Souche : de l'eau et des hommes, contraintes et convoitises, Mélanges G. Rougerie "Paysages, aménagement, cadre de vie", *Publication de l'Association Française de Géographie Physique (AFGP)* : 67-87.

BARTHELEMY, L., 1976.– *Recherches sur les relations entre la pluie pollinique et les groupements végétaux à Cessières (Aisne, France)*, Thèse de IIIe cycle de Géographie Physique, Université de Paris X, Nanterre.

BEAUCIRE, F., 1977.– Mise au point d'une technique de comparaison de l'occupation du sol par l'appareil radiculaire des grands végétaux, *Notes et Cahiers du Centre de Recherches de Cessières* : 49 p.

BOCK, C., 1971.– Présence de plusieurs taxons infralinéens de *Salix repens L.* dans le Laonnois, *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 387-388 : 179-183.

BOCK, C., GREGOIRE, F., 1986.– Observations sur la vague de froid de janvier-février 1985 dans la région de Cessières (Aisne), *Hommes et Terres du Nord,* 4 : 262-270.

BOURNERIAS M., 1949.– Une reconnaissance phytogéographique dans l'est du Laonnois, Paris, *Feuille des Naturalistes*, tome IV : 85-87.

BOURNERIAS, M., 1955.– Troisième excursion dans le Laonnois, 19 juin 1953, *Cahiers des Naturalistes, Bulletin des naturalistes Parisiens*, 8 : 111-114.

BOURNERIAS, M., 1963.– Le marais de Cessières-Montbavin (Aisne), essai de détermination objective des groupements végétaux, *Cahier des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens*, 19 : 81-113.

BOURNERIAS, M., 1968.– Dans l'Aisne, une merveille botanique et un témoin du passé : Le marais de Cessières-Montbavin, *Sciences et Nature*, 90 : 2-12.

BOURNERIAS, M., 1971.– Les principales unités de végétation de la dépression de Cessières-Montbavin, *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 387-388 : 117-122.

BOURNERIAS, M., 1975a.– Influences des landes oligotrophes sur les groupements contigus. Leurs conséquences quant à la conservation de biotopes et biocénoses rares ou relictuels, *Colloques Phytosociologiques II, la végétation des landes*, Lille, 1973 : 201-210.

BOURNERIAS, M., 1975b.– *Inventaire écologique de l'Aisne*, Atelier Régional des Sites et Paysages de Picardie : 162p.

BOURNERIAS, M., 1980.– La conservation du complexe Cessières-Montbavin-Laniscourt : une nécessité urgente, *Notes et Cahiers du Centre de Recherches et d'Enseignement de Cessières* : 18, 10 p.

BOURNERIAS, M., 1984.– *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*, Paris, Masson, 3e édition, 483 p.

BOURNERIAS, M., 1987.– Conséquences écologiques de la déprise agricole et des changements d'affectation des terres (cas des milieux humides des fonds de vallées). Ecological consequences of lands abandoning, new assignment of lands (example of humid environment in the valleys floors). *Groupe de réflexion sur les conséquences écologiques de la déprise agricole. Séminaire de Florac*, 9-10 mars 1987 : 45-55.

BOURNERIAS, M. & MAUCORPS, J., 1975.– Les landes oligotrophes des "Usages" de Versigny (Aisne), Lille, *Documents Phytosociologiques*, 9-14 : 19-38.

BRUNERYE, L., 1969.– *Les Séneçons du groupe helenitis*, Thèse Paris, Sedes : 356 p.

BURNER, V., 1987.– *Recherche historico-géographique sur un complexe marécageux continental : le marais de Cessières-Montbavin (Aisne, France)*, Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I, sous la direction de M. le Professeur R. Coque, 198 p.

DE CONINK, F., BOCK, C., GREGOIRE, F., MAUCORPS, J. & WICHEREK, S., 1991.– Les transferts latéraux de solutions du sol dans un exemple lande sur podzol-tourbière acide, *Bulletin d'Écologie*, 22 : 343-362.

DE CONINK, F. & MAUCORPS, J., 1993.– Étude d'un site : Cessières (Aisne). Principes de la dynamique des sols de ce site et leur étude analytique, Travaux de Recherches de l'URA 1514 CNRS, École Normale Supérieure de Fontenay Saint-Cloud, *Cahier,* 5 : 117-130.

DERIOZ, P., 1983.– *Quelques aspects de la vie des pins sylvestres et des bouleaux dans la France des plaines et des collines*, Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I : 241 p.

DOMINICI, A-M., 1973.– *Recherches sur les eaux de surface et les eaux dans les sols dans la région de Cessières*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X.

FRANCEZ, A.J., 1992.– *Projet de réserve naturelle du marais de Cessières-Lanisccourt-Montbavin, dossier d'enquête publique*, Direction Générale à l'Environnement (DIREN), 42 p.

GERBER, A.D., 1973.– *Contributions à l'étude de la phénologie de quelques formations végétales découvertes dans la dépression de Cessières-Montbavin*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X.

GREGOIRE, F., 1988.– Ground temperatures : relationships to local climate and soil charascteristics : various examples in Bassien Parisien (France) *In : Proceedings of the Symposium of the*

Source : MNHN

Topoclimatological Investigation and Mapping Group held in Christchurch, New Zealand, August 10-13, 1988, A. TURMAN (Editor), University of Canterbury, Christchurch, New Zealand, 1988 : 125-132.

GREGOIRE, F., 1990.– Effet de versant et répartition spatiale de la pluie en milieu tempéré de plaine, *Actes du Colloque de Climatologie, Pavie, Italie, 1-3 juin 1989,* Association Internationale de Climatologie : 95-102

GREGOIRE, F., WICHEREK, S., 1986.– Enregistrement des processus d'érosion et du ruissellement en fonction d'intensités instantanées de la pluie sur un versant du Mont des Vaux (Cessières, Aisne) à l'aide d'une station automatique. *Actes du Colloque "Matières Organiques et érosion des sols" Réseau Érosion,* ORSTOM, Bul. 6 : 20-23.

GREGOIRE, F., MEKHARCHI, M., 1987.– Un réseau stationnel en milieu tempéré de plaine : Cessières (Aisne). Nuances locales et significations régionales, *Actes du Colloque Journées de Climatologie*, Dijon, 20 au 20 novembre 1986 : 231-241

HAREND, G., 1977.– *Recherches sur les bilans hydriques stationnels : le rôle de la transpiration d'un couvert végétal*, Thèse 3e cycle, Université de Paris X, Nanterre : 386 p.

HOLLIS, G.E., HOLLAND, M.M., MALTBY, E. & LARSON, J. S., 1988.– L'exploitation rationnelle des zones humides, *Nature et Ressources*, volume XXIV, 1, janvier-mars 1988 : 2-13.

JOLY, M., 1989.– *Les groupements végétaux du marais de Montbavin et de sa bordure forestière, problèmes d'écologie et de protection*, Projet de recherche du DEA "Dynamique des milieux physiques continentaux" : 42 p.

LAMBINON, J., DE LANGHE, J.E., DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J., 1992.– *Nouvelle flore de Belgique, du Grand Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines.* 4e édition, Ed. du Patrimoine du Jardin Botanique national de Belgique, Meise : 1092 p.

LECOINTE, A. & PROVOST, M., 1977.– À propos d'une transplantation de sauvegarde d'*Andromeda polifolia* de Baupte (Manche) à Cessières (Aisne), *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 105 : 95-100.

LEZINE, A. M., 1977.– *Phénologie de la pluie pollinique, Cessières 1976*, Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris X Nanterre : 95 p. 88 fig.

MABILAT, Ph., 1974.– *Recherches phénologiques qualitatives et expérimentales dans la chaîne de Cessières (Aisne)*, Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I : 135 p.

MARTIN, X., 1982.– *Contribution à l'étude des phénomènes thermiques de versants et de lisières forestières*, Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris IV : 109 p.

MORAND, F., 1971a.– Contribution à l'étude de la formation des marais de Cessières et Montbavin (Aisne), *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 387-388 : 97-115.

MORAND, F., 1971b.– Premières recherches mésologiques en Laonnois (Aisne), *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 387-388 : 125-141.

MORAND, F., 1975a.– De la lande sèche à la lande adossée : l'exemple du transect W100 de Cessières (Aisne), *Actes du Colloque International de Phytosociologie de Lille (octobre 1973), la végétation des landes*, Lille, Tome II : 301-312.

MORAND, F., 1975b.– Projet de classement de quelques secteurs de la région de Cessières (Aisne), Troisième proposition, *Notes et Cahiers du Centre de Recherches et d'Enseignement de Cessières*, 7 : 10 p.

MORAND, F., 1976.– Sur quelques taxons guides de l'histoire récente de la végétation de la France des plaines. Relations avec les défrichements. *Bulletin de la Société Botanique de France* : 27 p.

MORAND, F., 1979.– Les parcelles de mesure des processus d'érosion actuels du Mont des Vaux. Descriptif. Logique initiale 1975. *Colloque Érosion agricole, H. et Th. VOGT*, ed. Strasbourg : 73-79.

MORAND, F. & BARTHELEMY, L., 1976.– Sur quelques taxons guides de l'histoire récente de la végétation de la France des plaines. Relations avec les défrichements. *Bulletin de la Société Botanique de France* : 27 p.

MORAND, F. & WICHEREK, S., 1985.– Douze parcelles de mesure d'érosion sur un versant de la France des plaines : l'exemple de Cessières (1977-1983). *In Processus et mesures de l'érosion*, Ed. du CNRS 1985.

PASTRE, J-F., CECCHINI, M., DIETRICH, A., FONTUGNE, M., GAUTHIER, A., KUZUCUOGLU, C., LEROYER, C. & LIMONDIN, N., 1991.– L'évolution des fonds de vallée au nord-est de la région parisienne, premiers résultats, *Physio-Géo, Travaux de Laboratoire de géographie physique Pierre Birot, UA 141 CNRS*, 22-23 : 109-116.

PERRIER, S., 1973.– *Relations entre types de temps et valeurs mésologiques stationnelles*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X.

POMEROL, CH. *et al.*, 1971.– *Feuille de la Fère, XXVI-10, notice géologique*, BRGM : 18 p.

RAYNAUD, C., 1990.– Le genre *Heliantemum* dans la flore de France, *Cahiers Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens*, 46 : 61-82.

RICHARD, J., 1974.– *Recherches sur l'écosystème forêt dans la région de Cessières (Aisne)* Mémoire de maîtrise de l'Université de Nanterre

SAJALOLI, B., 1982.– *Quelques aspects de la vie de la nappe phréatique dans l'impluvium acide de Cessières (Aisne, France).* Mémoire de Maîtrise de l'Université de Paris I dirigé par M. le Professeur A. GODARD : 209 p.

SAJALOLI, B., 1983.– *Contributions à l'étude de l'écoulement des eaux dans l'impluvium acide de Cessières, projet de recherches*, Mémoire de DEA de l'Université de Paris I : 54 p.

SAJALOLI, B., 1986.– 1975 -1985 : 10 ans de vie de la nappe phréatique dans l'impluvium acide de Cessières-Aisne, France, *Hommes et Terres du Nord*, 4 : 271-276.

SAJALOLI, B., 1993.– *Les zones humides laonnoises, fonctionnement, usages, gestion*, Thèse de Doctorat de l'Université de Paris I dirigée par M. le Professeur A. GODARD : 629 p. dont 108 figures et 58 tableaux.

SAJALOLI, B., 1994.– De la terre entre hommes et eaux, Introduction au Colloque *"Les marais continentaux de la France des plaines et des moyennes montagnes; aspects écologiques et sociologiques, gestion et protection"*, Laboratoire de Biogéographie-Écologie, École Normale Supérieure de Fontenay - Saint Cloud, URA 1514 CNRS ; Saint-Cloud, 15 octobre 1993 ; *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 3, juin 1994 : 232-241.

SALAZAR, J., 1971.– *Caractéristiques pluviométriques de la région de Cessières*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X.

TCHIBOZO, C.F., 1974.– *Recherches sur la pluviométrie, résultats des stations mésologiques de l'Aisne ; années 1971-1974*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X.

TISSIER, J-L., 1971.– *Recherches phénologiques dans la dépression de Cessières-Montbavin*, mémoire de maîtrise de l'Université de Paris X : 120 p.

TOUFFET, J., 1969.– *Les Sphaignes du Massif Armoricain.*

Source : MNHN

Recherches phytogéographiques et écologiques. Thèse d'État, Université de Rennes, Botanica Rhedomica, série A, volume VI, 357 p. et 7 planches.

WICHEREK, S., 1986.– Ruissellement, érosion sur les versants de la France des plaines et des collines. Exemple : Cessières, *Hommes et Terres du Nord*, 4 : 254-261.

WICHEREK, S., 1988.– Les relations entre le couvert végétal et l'érosion en climat tempéré de plaines. Ex : Cessières (Aisne, France.) *Zeit. Geomorpho.*, 32, 3, 339-350, Berlin.

WICHEREK, S., 1995.– Inondations : histoire d'eau à fleur de peau. *La Recherche*, 277 : 692-694.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Initiated at the end of the sixties by M. BOURNÉRIAS, the Laboratory of Biogeography and Ecology of the École Normale Supérieure of Saint-Cloud (now UMR 0180 CNRS), studies on Laonnois (Aisne, France) natural biotopes have shown the outstanding natural richness of these open spaces and the deep complexity of their organization. The Cessières-Montbavin peat swamp valley is remarkable on this point for its ecological and landscape diversity, and its exceptional botanical diversity. The results of the investigations, exposed in this paper, can be divided in four large-scale approaches:

- the retracing of the pollen Quaternary evolution of the valley peat swamps by means of geomorphological investigations and pollen analyses,
- the determination and cartography of plant communities and vegetation dynamics using detailed phytosociological and floristical studies,
- the understanding of the hydrosytem mechanisms using a very dense network of measurements of various ecological parameters (bioclimatology, mesology, hydrogeology…)
- the evaluation of the effects of human interventions on the peat swamps biotope, their origin, and managment propositions for a compromise between biocenotic preservation and local economy. The facture of successive conservation measures of the peat swamp and its margins on one hand, and the long standing interactions between valley economy and biophysical processes on the other hand, call for a through analysis of man's position in the historical context.

These four themes, fore-runners of the sciences and techniques of the environment and of biotope studies, correspond to the present research programm of the UMR 0180 CNRS, "*centered on the interactions between physical, biological and human environments*". They brought about six essential conclusions concerning the whole national continental wetlands.

1). The valley of Cessières-Montbavin-Laniscourt hosts a remarkable assemblage of plant communities of contrasting ecological characteristics. Most of them are of European importance and are concerned by the Habitats Directive, because of their threatened status, isolated occurence, or location on the border of their geographic range. Its floristic, chorologic and ecologic richness make it "*a true ecological and phytogeographical museum, unique in France and probably without any similar equivalent in the western european plains*" (BOURNÉRIAS, 1980).

2). It exhibits surprising mesological characteristics (thermal inversion, summer frosts…), that make it a true reference to be compared with other similar sites.

3). It constitutes a significant example of the various ecological functions of peat bogs (pollen rain collection and collection of sediments, indicating soil palaeo-erosion processes).

4). It offers an original model of the behaviour of chemically contrasted water tables and of their sensitivity to human activity (logging, drainage…).

5). It allows through historical investigations on these types of habitats, which are either ignored or coveted, located at the edge of village fields but presently at the center of conflicts between different social groups.

6). It holds a leading role in environnement education. Since 25 years, in relation with the Tourism Departement Committee of the Aisne (CDTA), the Merlieux Permanent Centre for the Initiation to the Environment (CPIE of the Aisne area) and the General Council, thousands of visitors have been welcomed, guided and informed (adults, schoolchildren, University teachers and students, French and foreigners researchers…) outside in the field as well as around the permanent exhibition on environmental issues (inaugurated in 1985).

At the intersection of different poles of interest, the valley of Cessières-Montbavin has become one of the main reference sites of northern France, on the border of the chalk plains. It is a place where natural and cultural processes have been subtly interacting for centuries, where ecological richness is confronted to social diversity. This field laboratory concentrates in fact most of the high-priority questions raised by environmental policies.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 28 (1) 1997 : 85-89

TRIBUNE

LA PROTECTION DES SYSTÈMES FORESTIERS DE LEURS ESPÈCES STRUCTURANTES AUX PROCESSUS HÉTÉROTROPHES

Jean ANDRÉ

Dynamique des Écosystèmes d'Altitude CISM, Université de Savoie, 73 376 Le Bourget-du-Lac CEDEX.

LA PROTECTION DES SYSTÈMES

La protection des espèces passe par celle des milieux où elles vivent. S'agit-il des systèmes, il est surtout nécessaire de protéger *les éléments structurants* et *les processus hétérotrophes* même s'ils sont en apparence banals, car ce sont eux qui induisent les milieux dans lesquels des espèces compagnes pourront s'installer : pour protéger ces dernières il est donc nécessaire de protéger les premiers.

Si les éléments structurants "organisent" le système, les autres (décomposeurs) le "désorganisent", induisant des fonctionnements différents et une relance de la dynamique, la régénération, qui assure la perpétuation du système.

LES ÉLÉMENTS STRUCTURANTS

Les éléments structurants sont des espèces végétales (WATT, 1947). Plus que des "dominantes" par opposition aux "subordonnées" (GRIME, 1987), ces espèces participent de façon déterminante à la fondation de systèmes spécifiques où s'installent des populations inféodées[1].

Mais au sein du système s'établissant, des espèces animales peuvent structurer et faire évoluer des compartiments de façon spécifique (BOUCHÉ, 1971 ; JEANSON, 1981 ; KRETZSCHMAR, 1987 ; TOUTAIN, 1981 ; WAUTHY, 1982). C'est le cas des vers anéciques qui relancent la dynamique des humus et qui induisent à partir d'un moder

[1] On appellera plante fondatrice une espèce végétale qui induit un système biologique spécifique caractérisé notamment par l'humus engendré, son mode de nutrition (type de mycorhization) et l'importance des molécules organiques issues de ces espèces et intervenant dans l'élaboration de l'humus et dans la "stabilité" du système - sa résistance à la substitution (écomones) : épicéa - forêt - moder - ectomycorhizes; callune - lande - mor- mycorhizes éricoïdes (READ, 1991 ; ROBINSON, 1971 ; ANDRÉ, 1996). L'humus apparaît donc à la fois comme spécifique d'un système et comme lieu d'expression des molécules organiques actives. Si le sol est à considérer comme *"the chief organizing center for ecosystem function"* (COLEMAN *et al.*, 1992), *"the dynamics of phenolics compounds are central to forest ecosystem functioning"* (SUGAI & SCHIMEL, 1993), notamment par le contrôle exercé sur la dynamique de l'azote (NORTHUP *et al.*, 1995).

Source : MNHN

un dysmull, substrat favorable à l'installation de l'épicéa donc au bouclage du cycle sylvigénétique par retour du même végétal structurant. (BERNIER, 1995). De plus, il faut que ces systèmes puissent se développer totalement et que les différentes phases d'évolution, dont les cortèges biologiques sont souvent spécifiques, puissent se réaliser.

LES PROCESSUS HÉTÉROTROPHES

Cette réflexion intéresse le cycle sylvigénétique. Les phases de ce cycle ont été décrites surtout du point de vue de la structure épigée des populations d'essences forestières (MAYER, 1976; OLDEMAN, 1990). Il apparaît aussi que les phases étudiées sont celles qui sont sous la dépendance de l'activité photosynthétique (axe autotrophique). Mais rien n'est dit au sujet de la phase d'écroulement sinon qu'après elle, en forêt de conifères notamment, le cycle peut recommencer grâce à l'installation alors possible de semis sur bois pourri (HARMON & FRANKLIN, 1989); phénomène lié, entre autres, à la mycorhization (FROIDEVAUX *et al.*, 1978; CHRISTY *et al.*, 1981). L'étude de cette phase, souvent descriptive, a surtout rapport aux biomasses engagées (HARMON *et al.*, 1986).

Or, il apparaît que cette dernière phase correspond au découplage important et brutal des processus hétérotrophes par rapport aux processus autotrophes. Ce n'est plus la photosynthèse qui est alors la clé du fonctionnement de l'unité considérée, mais les processus hétérotrophes qui en décomposent les produits.

À l'image du cycle biogéochimique, dont le bouclage est assuré par les décomposeurs qui libèrent ou minéralisent les éléments nutritifs (permettant leur réabsorption), cette phase "ferme" le cycle sylvigénétique et lui permet de recommencer.

On peut ainsi concevoir deux axes d'activités opposées et complémentaires : les processus autotrophes qui élaborent des nouveaux matériaux (organisation *stricto sensu)* et les processus hétérotrophes qui dégradent la matière organique ainsi accumulée (désorganisation *stricto sensu*)[2]. En fait les deux processus sont imbriqués et c'est l'évolution du rapport photosynthèse/décomposition au cours de l'évolution du système qu'il faut considérer.

Ce phénomène apparaîtrait essentiellement à l'étage subalpin, où la rigueur du climat ne permet plus la coexistence dans le temps des processus autotrophes et hétérotrophes. Le ralentissement de l'activité biologique affecte plus les processus de décomposition que l'activité photosynthétique des végétaux, au moins tant que le phénomène de photo-inhibition ne devient pas prépondérant.

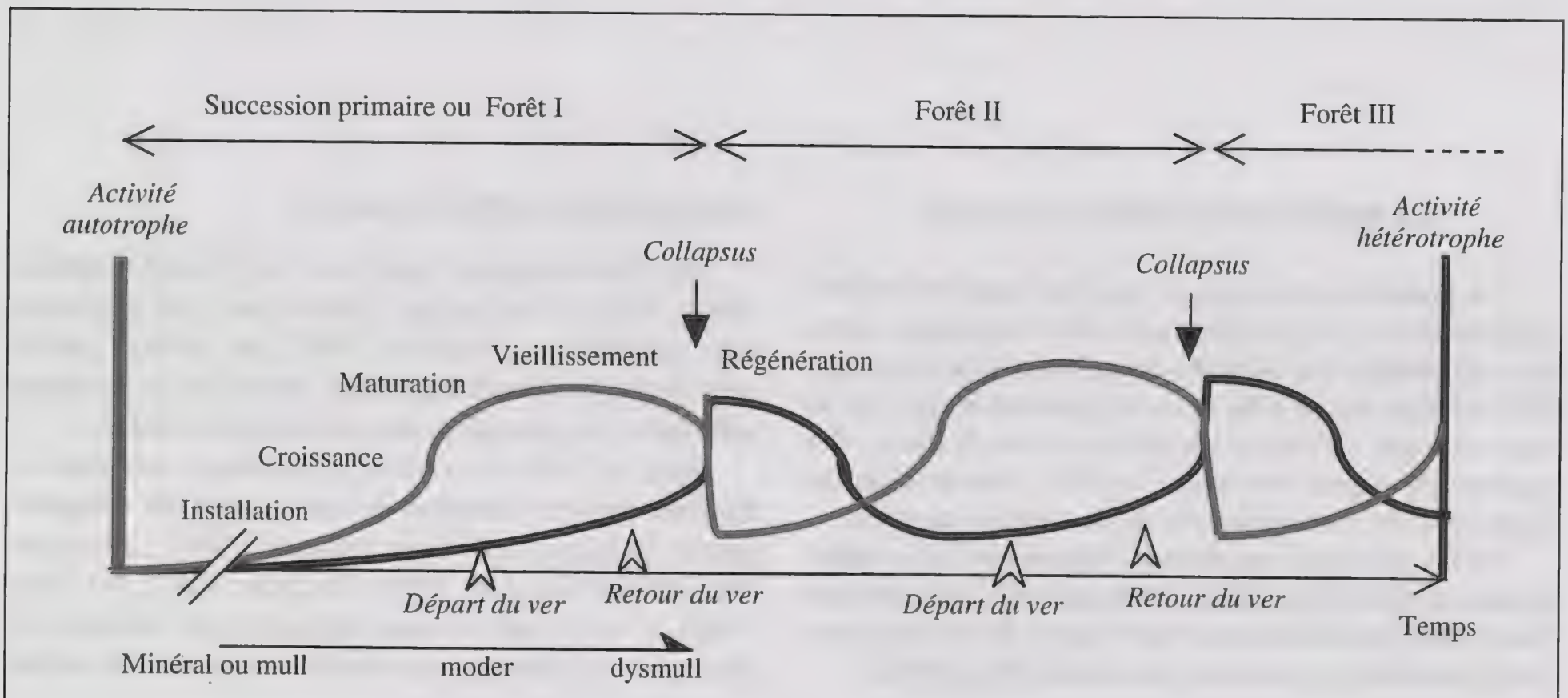


FIG. 1.– Evolution des activités autotrophes et hétérotrophes au cours du cycle sylvigénétique (voir le texte).
Evolution of autotrophics and heterotrophics activities along the sylvigenetic (see the text).

[2] Il faut souligner ici l'importance des populations fongiques qui se partagent ici des rôles complémentaires : alors que les mycorhiziens participent activement à la construction, les décomposeurs contribuent essentiellement à la désorganisation. Les champignons à la double capacité ont une position complexe illustrée par les résupinés ou les champignons des stades tardifs de l'évolution forestière (FROIDEVAUX *et al.*, 1978; DIGHTON & MASON, 1985).

Source : MNHN

LE CAS DE LA PESSIÈRE SUBALPINE À MYRTILLE

LA PHASE HÉTÉROTROPHE DU CYCLE SYLVIGÉNÉTIQUE

Le fonctionnement (les cycles biogéochimiques) a souvent pour objet d'étude un système adulte ou optimum (VOGT *et al.*, 1986). Mais ses modifications au cours de l'évolution des systèmes conduit à considérer l'importance relative des axes du métabolisme. Pour ce qui est de la pessière à myrtille, en phase d'aggradation (anabolisme dominant), le système photosynthétise très fortement et sollicite le milieu nutritionnel (sol, substrat d'implantation) ; ceci peut se faire au détriment des décomposeurs (faune - flore) qui peuvent disparaître (comme les vers anéciques ; BERNIER, 1995). Par la suite le système (qui tend à l'autonomie nutritionnelle), prend moins au sol et la part de l'hétérotrophie (catabolisme) augmente ; on constate alors le retour des vers de terre (BERNIER, 1995). Il y a changement brutal du rapport autotrophie / hétérotrophie lors de l'écroulement : le bilan net est alors en faveur des seuls processus hétérotrophes, *c'est ce que nous appelons la* ***phase hétérotrophe*** (FIG. 1). Il est clair qu'il ne s'agit ici que d'une idée, soulignée par PONGE *et al.* (soumis), et qu'il reste à creuser. En pessière à myrtille le phénomène est important (PONGE *et al.*, 1994).

PROCESSUS HÉTÉROTROPHES ET RÉGÉNÉRATION

La régénération, *pro parte* sous dépendance biologique (ANDRÉ, 1994), n'a lieu que sur sols minéraux (bords de routes forestières, sole de chablis, activités de sangliers), sur humus actifs (mull ou dysmull) ou sur bois pourri. Il est important de considérer ces substrats favorables qui sont la première cause de la succession (PICKETT *et al.*, 1987)

Quel est le lien entre ces milieux très différents voire en apparence opposés ? les uns sont minéraux, les autres fortement organiques, d'autres enfin sont liés à une grande activité biologique. Ce lien pourrait être la "minéralité" :

Celle-ci est évidente dans le cas de milieux neufs. Soulignons l'activité du sanglier, arrivé récemment en montagne, qui laboure les horizons superficiels avec activation de la minéralisation de la matière organique du sol (ROVIRA & GREACEN, 1957 *in* DOMMERGUES & MANGENOT, 1970) ou remise en surface des horizons minéraux. On trouve une minéralisation active en humus mull.

Les deux autres milieux favorables fortement organiques sont en fait en cours de décomposition : le dysmull avec le retour du ver anécique (BERNIER, 1995) et la masse ligneuse par diverses populations spécifiques (MASER & TRAPPE, 1984), c'est-à-dire en cours de minéralisation.

À l'inverse, ce n'est pas le cas des moder ou mor qui "stockent" du matériel organique sans décomposition active.

Enfin, notons d'autres situations induisent aussi une forte activité biologique du sol : les coupes et ouvertures, depuis longtemps réputées comme favorables à la régénération (LORENTZ, 1837 ; FOURCHY, 1953), ont entre autres pour conséquence l'accélération de la dégradation de la matière organique du sol (MERZOUKI et LOSSAINT, 1990 ; HILGER, 1963 *in* DOMMERGUES et MANGENOT, 1970). Ces ouvertures contribuent donc à modifier le substrat édaphique dans le sens de la minéralisation, cependant l'apparition d'une végétation acidifiante (Éricacées) peut inverser ce processus (LÅG, 1959 ; EMMER, 1995). La relance de l'activité biologique est aussi le fait de plantes "améliorantes" comme les feuillus (MILES, 1985).

Les nouvelles installations de semis n'ont pas lieu pendant les phases de construction (dysmoder ou moder) ou sur humus peu actif comme le mor (sous myrtillaie) : *tout se passe comme si l'installation des semis était liée à la "désorganisation" ou du moins à une activité qui va dans le sens opposé à l'accumulation de matière organique.*

GESTION, PROTECTION ET DIVERSITÉ

L'étude de la phase hétérotrophe et des processus qui lui sont liés, n'a été réalisée, à ma connaissance, que par BERNIER (1995) qui aborde l'évolution des humus lors du vieillissement des éco-unités forestières, avec retour d'un acteur clé, le ver anécique, préparant la future réorganisation du système (régénération)[3].

Outre la diversité (richesse en espèces et processus nouveaux) qu'apportent les perturbations (DI CASTRI & YOUNES, 1990) et le bois pourri (MASER & TRAPPE, 1984), la phase d'écroulement permet au cycle sylvigénétique de se développer complètement. La gestion, qui retire les arbres morts ou qui court-circuite le cycle sylvigénétique en prélevant les arbres avant l'évolution complète des humus, ne répond pas aux exigences de la dynamique forestière en pessière à myrtille tout au moins : une gestion écologique se doit de laisser se développer le cycle dans sa totalité. Le dysmull (sous vieux arbres) et le bois pourri au sol restent les seuls lieux d'installation de nouveaux semis lorsque les plages à mull ont évolué sous l'effet de la végétation en moder (sous épicéa adulte) ou en mor (sous myrtille). L'existence de petites unités écologiques asynchrones évite que

[3] L'excellente synthèse de SWIFT *et al.* (1979) souligne l'importance de la décomposition dans le fonctionnement des systèmes mais pas dans leur dynamique.

Source : MNHN

de grandes surfaces soient menacées d'écroulement comme c'est le cas actuellement, résultat d'une sylviculture homogène et simplificatrice (ne s'adressant trop souvent qu'au peuplement arborescent, et non à l'écosystème forestier), sur de trop grandes parcelles (2 à 400 fois trop importantes en montagne).

Le concept *de diversité des processus* a bien sa place aux côtés des différents types de biodiversité; il pourrait correspondre *pro parte* à la diversité de "situations" créées par ces processus biologiques engendrant une mosaïque riche d'enseignement (WHITTAKER & LEVIN, 1977 ; CANCELA DA FONSECA, 1991 ; GILLET & GALLANDAT, 1996; VAN DER MAAREL, 1996).

Une gestion conservatoire ne devrait-elle pas tenir compte de cette évolution hétérogène ? Plus qu'une espèce ou un milieu, c'est une dynamique qu'il faudrait considérer. Ainsi, pour protéger une forêt patrimoniale et assurer son renouvellement, il faut que l'espace concerné comprenne la totalité des phases du cycle sylvigénétique (RAMEAU, 1987) : n'est ce pas là l'image d'une futaie irrégulière, présentant une mosaïque de phases, intégrant les perturbations, que l'on peut trouver chez les forêts non exploitées (MAYER, 1976) ? Une gestion écologique ne pourrait-elle pas consister à conserver, lorsqu'elles apparaissent, les phases artificiellement manquantes et notamment la phase d'écroulement, permettant la création d'écounités nouvelles ? Que faut-il faire si on se trouve en présence d'une forêt d'intérêt certain mais qui ne présente pas l'ensemble des phases sylvigénétiques ?

La protection ne concerne pas uniquement l'espèce rare et son milieu. Pour protéger les systèmes, il faut protéger les espèces clés qui les ont mis en place et maintenir en activité les processus impliqués dans leur dynamique de renouvellement. En conséquence le lombric par exemple, espèce non rare, doit être protégé en forêt subalpine à myrtille à cause des activités qu'il engendre et de leurs conséquences sur la dynamique forestière. Sa protection passe par un morcellement de l'écosystème forestier en une mosaïque de situations favorables et défavorables, permettant aux processus de recolonisation de se dérouler normalement.

Enfin, il serait intéressant que l'on puisse étudier plus en avant ces processus liés à l'hétérotrophie et à la dynamique. En termes de gestion, il est nécessaire, suite aux perturbations et au moins en ce qui concerne les forêts subalpines, de laisser des troncs au sol et, le cas échéant, de provoquer des chablis (ATTIWILL, 1994) lorsque la recolonisation de la lande par la forêt est jugée nécessaire.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie J-F. PONGE et Y. MAURISSEN pour leurs lectures critiques.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1994.– La régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhization. *Acta bot. Gallica*, 141 (4) : 551-558.

ANDRÉ, J., 1996.– Fondation, stabilité, cohabitation et substitution en milieu subalpin : l'antagonisme forêt ¤ lande et les difficultés de régénération des pessières subalpines à myrtille. Colloque jubilaire de MM OZENDA et SOUCHIER. Grenoble (soumis à Écologie).

ATTIWILL, P.M., 1994.– The disturbance of forest ecosystems : the ecological basis for conservative management. *Forest Ecol. and Management*, 63 : 247-300.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement des humus et dynamique des forêts d'altitude*. Thèse Univ. de Savoie. 208 p.

BOUCHÉ, M. B., 1971.– Relations entre les stuctures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pedobiologique des vers de terre. *In* : *La vie dans sols* présenté par P. PESSON. Gauthier-Villars, paris : 186-209.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1991.– Ecological diversity and global systems complexity : local or global approach ? *Rev. Biol. Ecol. Sol* , 28 (1) : 51-66.

CHRISTY, E.J., SOLLINS, P. & TRAPPE, J.M., 1981.– First-year survival of Tsuga heterophylla without mycorrhizae and subsequent ectomycorrhizal development on decaying logs and mineral soil. *Can. J. Bot.*, 60 (9), 1601-1605.

COLEMAN, D.C., ODUM, E.P. & CROSSLEY, D.A. JR., 1992.– Soil Biology, soil ecology and global change. *Biol. Fertil soils*, 14 : 104-111.

DI CASTRI, F. & YOUNÈS, T., 1990.– Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Ecologia,* 11 (3) : 429-444.

DIGHTON, J. & MASON, P. A., 1985.– Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *In* : MOORE, D., CASSELTON, L.A., WOOD, D.A. & FRANKLAND, J.C. (eds), *Developmental biology of highter fungi*. Cambridge Univer. Press : 117-139.

DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F., 1970.– *Écologie microbienne du sol*. Masson, Paris. 796 p.

FOURCHY, P., 1953 - Travail du sol et régénération. *R.F.F.,* 5 : 328-340.

FROIDEVAUX, L., AMIET, R. & JACQUENOUD-STEINLIN, M., 1978.– Les Hymenomycètes résupinés mycorhiziques du bois pourri. *Bull. Suisse de Mycol.*, 56 (106) : 9-14.

GILLET, F. & GALLANDAT, J-D., 1996.– Integrated synusial phytosociology : some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *J. Veg. Sc.*, 7 (1) : 13-18.

GRIME, J. P., 1987.– Dominant and subordonate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. *In* GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J. & EDWARDS, P. J. (Eds) *: Colonisation, succession and stability*, Blackwell sci. pub., : 413-428.

HARMON, M.E. & FRANKLIN, J.F, 1989.– Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70 (1) : 48-59.

HARMON, M.E., FRANKLIN, J.F., SWANSON, F.J., SOLLINS, P., GREGORY, S.V., LATTIN, J.D., ANDERSON, N.H., CLINE, S.P., AUMEN, N.G., SEDELL, J.R., LIENKAEMER, G.W., CROMARCK, K. JR. & CUMMINS, K.W., 1986.– Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *In* : Mac FAYED & FORD (eds), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London : 133-302.

JEANSON, C., 1981.– Structuration du sol par la faune terricole. Incidences sur les concentrations organo-minérales. *In* :

Source : MNHN

Migrations organo-minérales dans les sols tempérés. Colloques internationaux du CNRS N° 303, Nancy, France, 24/IX-28/IX 1979. CNRS, Paris, 113-123.

KRETZSCHMAR, A., 1987.– Caractérisation microscopique de l'activité des lombriciens endogés. *In* FEDOROFF, N., BRESSON, L.M. & COURTY, M.A. (eds) : *Micromorphologie des sols. Soil micromorphology*, Actes de la VII[e] Réunion Internationale de Micromorphologie des Sols, Paris, juillet 1985. Association Française pour l'Étude des Sols : 325-330.

LÅG, J., 1959.– Influence of forest stand and ground vegetation on soil formation. *Agrochimica*, 4 : 72-77.

LORENTZ, M., 1837.– Cours élementaire de culture des bois. Lib. Tech. GIBERT. Paris. 564 p.

MASER C. & TRAPPE J.M., 1984.– The seen and unseen world of the fallen tree. *USDA For. Serv., Gen. tech. Report PNW-164. Pac. NW For. and Range Exp. St.*: 42 p.

MAYER, H., 1976.– *Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege*, G. Fischer Verlag. Stuttgart : 435 p.

MERZOUKI, A. & LOSSAINT, P., 1990.– L'impact du déboisement sur le compartiment "matière organique" d'un sol rouge méditerranéen. *Bull. Ecol.*, 21 (2) : 83 - 88.

MILES, J., 1985.– The pedogenic effects of different species and vegetation types and implications of succession. *J. of Soil Science*, 36 : 571-584.

NORTHUP, R.R., YU, Z., DAHLGREN, R.A. & VOGT, K.A., 1995.– Polyphenol control nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377 : 227-229.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology.* Springer Verlag (Berlin) : 624 p.

PICKETT, S.T.A, COLINS, S.L. & ARMESTO, J.J., 1987.– A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio,* 69 : 109-114.

PONGE, J. F., ANDRÉ J., ZACKRISSON O., BERNIER N., NILSSON M-C. & GALLET C.– The regeneration puzzle. Biological mecanisms in humus and ecosystem dynamics. Soumis à BioScience.

PONGE, J.F., ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. L'épicéa en forêt de Mâcot (Savoie). *R.F.F.*, 45 (1) : 25 - 45.

RAMEAU, J-C., 1987.– *Le réseau écologique forestier. Colloques phytosociologiques XV.* Phytosociologie et conservation de la nature : 19-33.

READ, D.J., 1991.– Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, (5) : 376-391.

ROBINSON, R.K., 1971.– Importance of soil toxicity in relation to the stability of plant comunities. *In* : DUFFAY & WATT (eds), *The Scientific Management of Animal and Plant Communities.* Blackwell Scientific Publications, London : 105-113.

SUGAI, S.F. & SCHIMEL, J.P., 1993.– Decomposition and biomass incorporation of 14C-labelled glucose and phenolics in taiga forest floor : effect of substrate quality, succesional state, and season. *Soil Biol. Biochem.*, 25 (10) : 1379-1389.

SWIFT, M.J., HEAL, O.W. & ANDERSON, J.M., 1971.– *Decomposition in terretrial ecosystems*. Studies in Ecology volume V. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 371 p.

TOUTAIN, F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et mode de fonctionnement. *R.F.F.*, 33 (6) : 449-477.

VAN DER MAAREL, E., 1996.– Pattern and process in the plant community : fifty years after A. S. WATT. *J. Veg. Sc.*, 7 (1) : 19-28.

VOGT, K. A., GRIER, C.C. & VOGT, D.J., 1986.– Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. *In* : Mac FAYED & FORD (eds), *Advances in Ecological Research*, Academic Press. London : 303-375.

WATT, A. S, 1947.– Pattern and process in the plant community. *The J. of Ecology*, 35 : 1-22.

WAUTHY, C., 1982..– Revue critique des relations entre la faune, la matière organique et les microorganismes dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie*, 2, (7) : 667-675.

WHITTAKER, R.H. & LEVIN, S.A., 1977.– The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical population biology*, 12 : 117-139.

Source : MNHN

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

CALTRAN Hervé.– ***Interactions "Populations-Environnement" et biodiversité dans les écosystèmes laguno-marins : les ectoparasites de*** **Liza ramada** ***(Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae).*** **265p. Thèse de Doctorat de L'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, soutenue le 14 mai 1996. Jury : A. RAIBAUT, Président, M. ROUX et D. SIMBERLOFF, Rapporteurs, J. BLONDEL, C. COMBES et M. LANGLAIS, Examinateurs, P. SILAN, Directeur de thèse. Laboratoire d'accueil : UMR 5555 "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites".**

Parmi les six espèces de muges présentes en mer Méditerranée, *Liza ramada* (Risso, 1826) est l'une des espèces les plus eurythermes et euryhalines. Elle colonise de ce fait l'étang du Vaccarès (Delta du Rhône, Camargue, France), milieu lagunaire saumâtre dont les facteurs abiotiques sont sujets à d'importantes variations dans le temps et l'espace.

Ce téléostéen héberge, au sein de ses branchies, une communauté de Métazoaires parasites assez diversifiée : une espèce de Copépode (Crustacé) et six espèces de Monogènes (Plathelminthes). Toutes ces espèces ont un cycle direct sans hôte intermédiaire.

Trois des Monogènes sont des espèces congénériques. Ces dernières appartiennent au genre *Ligophorus*. Elles présentent une anatomie extrêmement voisine et ne se distinguent macroscopiquement que par leurs organes copulateurs et leur opistohapteur (système de fixation). Ces *Ligophorus*, à spécificité stricte (oioxénie), vivent en sympatrie, voire en syntopie sur les branchies de *L. ramada*. Elles forment ainsi de véritables guildes.

À un instant et en un lieu donnés, chaque individu-hôte présente ses propres caractéristiques biologiques. Les parasites le colonisant vont donc se trouver confrontés à la structure du biotope branchial et aux conditions environnementales (hydrodynamisme, milieu visité…) imposées. À cette échelle d'organisation locale que sont l'individu-hôte et ses infrapopulations parasitaires, le mode d'occupation de l'espace branchial va directement influer sur le partage de certaines ressources.

Dans la lagune, et à une période donnée, les diverses cohortes d'hôtes (population) n'utilisent pas le milieu de la même façon. Le mode d'occupation de cet espace aquatique va interagir avec la structure globale de la communauté parasitaire. L'existence de ces cohortes va introduire un niveau supplémentaire d'hétérogénéité, et une échelle différente sur le plan fonctionnel.

L'intégration, dans le temps, des processus aux deux échelles spatiales précitées, ajoute une dimension supplémentaire aux problèmes posés par les interactions entre ces populations et leurs environnements.

Le but de ce travail est notamment d'identifier certains des facteurs environnementaux et des mécanismes susceptibles d'intervenir sur diverses formes de plasticité (démographie, structure des communautés, morpho-anatomie) chez des espèces taxinomiquement très proches. D'un point de vue méthodologique, si les recherches effectuées au niveau de la population d'hôtes deviennent plus fréquentes en écologie parasitaire, celles prenant en compte la variabilité entre les individus-hôtes le sont beaucoup moins. Cette étude met en évidence l'intérêt qu'il y a à intégrer ces différentes échelles.

I) L'individu hôte et ses infrapopulations parasitaires

1) Caractérisation du biotope branchial

L'écologie des communautés, qu'elles soient végétales ou animales, nécessite de connaître la structure du biotope des organismes étudiés. Dans le cas des communautés parasitaires, les organes d'un hôte constituent des biotopes généralement hétérogènes. Les branchies de poissons, et celles de *Liza ramada* en particulier, en sont un exemple. Leur hétérogénéité doit donc être prise en compte. Le nombre de filaments primaires est sujet à des variations en fonction de l'âge de l'hôte, la surface potentiellement colonisée par ses parasites l'est par conséquent aussi. Cette variation de surface est étudiée en mettant en œuvre des méthodes d'analyses d'image. Une modélisation de l'accroissement du nombre de filaments et de la surface colonisable, en fonction de la croissance de ces téléostéens, est proposée. Un modèle de type exponentiel rend compte de l'augmentation du nombre de filaments primaires ; l'accroissement de la surface colonisable peut être décrit par un modèle de type polynomial.

2) Répartition spatiale de *Ligophorus imitans* et *L. confusus*

La plupart des ectoparasites branchiaux présentent des préférendums spatiaux dans ce type de biotope. Si ces sites préférentiels sont connus et décrits pour quelques espèces, les facteurs à l'origine des variations de l'occupation de l'espace branchial sont moins étudiés.

Les caractéristiques de l'environnement (surface branchiale, intensités intra et inter spécifiques) propres à chaque infrapopulation sont variables. La composante spatiale de la niche de l'espèce dominante de la communauté, *L. imitans*, est étudiée en fonction de divers paramètres environnementaux. Le préférendum spatial de cette espèce dépend principalement de la taille de l'hôte et de l'intensité intraspécifique. Ce parasite se rapproche des arcs osseux lorsque la taille du biotope branchial augmente. Ce changement de répartition est mis en relation avec l'augmentation des contraintes hydrodynamiques subies par les individus. Une augmentation de l'intensité intraspécifique entraîne une expansion spatiale de la niche.

La répartition branchiale de l'une des autres espèces, *L. confusus*, est étudiée selon les mêmes principes. L'influence de certains traits de l'environnement (taille du biotope, intensité intraspécifique) est également mise en évidence. Les parasites sont d'autant plus localisés près de l'arc osseux que le biotope branchial s'accroît. L'augmentation de l'intensité intraspécifique entraîne aussi une expansion de la répartition branchiale.

Source : MNHN

Le rôle de la compétition interpécifique, si souvent présenté comme l'argument dominant dans les phénomènes de restriction spatiale de niche, est mineur à ce niveau d'organisation. La répartition branchiale de l'une des deux espèces précitées n'est affectée par l'autre que très localement et à des densités parasitaires élevées. Cette étude souligne l'importance de l'hétérogénéité branchiale sur la structure de ces infrapopulations et de ces infracommunautés. Les mécanismes d'ajustements immédiats prennent ici tout leur sens.

II) La population d'hôtes et sa communauté de parasites

Au cours du temps, les poissons-hôtes étudiés circulent dans l'écosystème deltaïque camarguais, et soumettent ainsi leurs ectoparasites à des contraintes environnementales fluctuantes. Les effets croisés de la structure des infracommunautés parasitaires et de certains facteurs environnementaux (lieu, saison, âge de l'hôte) sont étudiés par une analyse de co-inertie. Cette étude met en relief les interactions entre structures des infracommunautés et contraintes environnementales, et leurs conséquences en terme de biodiversité locale.

• Dans le temps : la dynamique de ces populations ne présente pas de caractère périodique marqué. Le passage temporaire, au cours de l'année, de certaines cohortes de muges en eau douce ne change pas fondamentalement la composition de la communauté. Les diverses espèces de parasites se maintiennent dans les différents milieux visités. Certains paramètres démographiques (fécondité, taux de survie…) peuvent néanmoins subir des variations.

• Dans cet écosystème lagunaire : nos résultats, comparés à des données plus anciennes, montrent que des changements abiotiques plus radicaux peuvent modifier le rapport de dominance entre certaines espèces, et même engendrer des substitutions d'espèces. L'augmentation de la salinité de l'étang du Vaccarès entre les années 1970 et 1990 a entraîné une raréfaction de l'espèce *Ligophorus parvicirrus* et "l'apparition" de *L. confusus*. Ces variations de structure ont des conséquences fondamentales sur le plan biogéographique, voire évolutif.

• Dans la population d'hôtes : les cohortes d'hôtes ne sont pas parasitées de façon identique, mais ni la richesse ni la diversité spécifique n'augmentent avec la taille des hôtes.

La démographie de ces populations, tout comme la structuration d'une telle communauté, résultent de processus complexes, mais où le rôle de l'environnement est fondamental. Sa prise en compte doit conduire à poser différemment le problème de la prévisibilité des structures de telles communautés, notamment en terme d'échelles et de hiérarchies des processus.

III) Especes congénériques et plasticité morphologique

La variabilité phénotypique de *L. imitans* est analysée aux échelles les plus locales et sur des populations de nature très variée. Une étude biométrique des pièces sclérifiées du hapteur et de l'appareil génital, s'appuyant sur des techniques d'analyse d'images, est menée. Une analyse en composantes principales permet d'identifier la nature de la variabilité morpho-anatomique. Cette variabilité s'inscrit dans un gradient. Aucune sous-population de parasites ne s'isole complètement sur des critères morphologiques.

La composante écologique du déterminisme de cette variabilité est analysée en intégrant des variables environnementales ou structurelles (salinité du milieu, saison d'échantillonnage, taille de l'hôte, position des parasites sur les branchies, stade de maturité et taille des parasites, effectif des parasites dans une même station, absence ou présence de compétiteurs potentiels). Une analyse factorielle des correspondances sur un tableau de contigence particulier est réalisée. La taille des pièces sclérifiées du hapteur augmente avec la taille de l'hôte et donc l'hétérogénéité des branchies. Une relation de même nature existe entre taille de l'hôte et taille du parasite, sans que le stade de maturité sexuelle, et donc l'âge de ce dernier, ne soient impliqués. Densité et composition locale du peuplement parasitaire n'ont pas d'effet décelable sur la morphométrie du hapteur. La variabilité de l'appareil génital est en revanche totalement indépendante des variables considérées ; ce fait illustre l'intervention différentielle de l'environnement sur la plasticité morphologique observée.

L'influence des facteurs environnementaux précités est précisée à l'aide de modèles linéaires généralisés. L'individu hôte et/ou sa surface branchiale interviennent notablement dans la variabilité morphologique de certaines longueurs de crochets chez *L. imitans* et *L. confusus*. Une différence de structure existe entre les crochets des deux espèces, sans toutefois pouvoir expliquer la préférence spatiale de chacune dans les branchies. L'isolement reproducteur de ces espèces congénériques ne peut s'expliquer par de simples différences morphologiques des organes reproducteurs, la morphologie de ces structures étant trop voisine. D'autres mécanismes, physiologiques ou comportementaux, sont nécessaires et doivent intervenir pour maintenir cet isolement.

IV) Conclusions

Cette étude a permis de montrer qu'une variabilité démographique, structurelle et morphologique importante pouvait être observée chez ces organismes, sur un pas de temps court et à des échelles très locales. Une partie de cette variabilité est sous la dépendance directe des conditions environnementales. Les communautés de parasites sont assez souvent soumises à des contraintes environnementales fortes dans un environnement hétérogène. La structuration de ces populations doit donc être étudiée dans ce contexte des populations fragmentées, contexte favorable à l'apparition de processus diversifiants.

FOSSATI Jacques.– ***Caractéristiques du système oued en milieu hyper aride, végétation des oueds du Désert oriental septentrional (Égypte) et phytoécologie d'un secteur de l'Oued Sannur.*** **224 pages. Thèse de doctorat de l'Université Joseph Fourier - Grenoble 1, soutenue le 30 octobre 1995. Jury : J.-P. PELTIER Président, J.J. BRUN Rapporteur, S. GHABBOUR Rapporteur, E. LE FLOC'H Rapporteur, G. PAUTOU Directeur de thèse, G. MARIGO, P. OZENDA, Examinateurs.**

Ce travail présente une étude de la végétation du Désert oriental septentrional d'Égypte qui s'étend de 30°10'N à 26°10'N et de 30° 50'E à 32° 30'E, soit quatre cent kilomètres du Nord au Sud et cent cinquante kilomètres de l'Est à l'Ouest.

Une synthèse à l'échelle régionale rassemble 237 relevés phytosociologiques provenant de 18 oueds et comportant 89 espèces.

Source : MNHN

Aux relevés puisés dans la bibliographie sont ajoutés des relevés effectués dans l'Oued Sannur. Les relevés ayant été réalisés à des dates différentes, seules les espèces pérennes sont conservées. Le tableau floristique est traité par une Analyse Factorielle des Correspondances. Quatre groupements dont le statut phytosociologique n'est pas précisé sont mis en évidence : groupements à *Forsskaolea tenacissima* et *Pulicaria crispa*, à *Centaurea scoparia* et *Fagonia tristis*, à *Deverra tortuosa* et *Iphiona mucronata* et à *Nauplius graveolens* et *Fagonia arabica*. Ces groupements s'individualisent au sein de gradients climatiques Nord/Sud (précipitations et température moyenne annuelle) et Nord-Ouest/Sud-Est (évapotranspiration). Un gradient biogéographique se surimpose à cette description, avec des espèces méditerranéennes au Nord et des espèces soudano-angolanes au Sud, le fond commun étant saharo-arabique.

Une étude d'un secteur long de 4 kilomètres de l'Oued Sannur (31°28' E 29°10' N) est menée grâce à 200 relevés linéaires par point-quadrats, répartis en 18 transects et rassemblant 75 espèces. Chaque relevé comprend la liste des espèces présentes, leur recouvrement linéaire et le recouvrement granulométrique de surface (particules fines, graviers, cailloux, pierres et roche mère). Les deux tableaux sont d'abord analysés séparément par une Analyse en Composantes Principales Centrée par taxon pour le tableau floristique et une Analyse en Composantes Principales Centrée sur profil distributionnel pour les données granulométriques, puis une co-structure est recherchée par l'analyse de la co-inertie.

L'étude des espèces pérennes individualise cinq groupes dans un fond d'espèces communes : groupes à *Pulicaria crispa*, à *Zilla spinosa*, à *Achillea fragantissima*, à *Haloxylon salicornicum* et à *Ochradenus baccatus*. La géomorphologie et la granulométrie de surface expliquent une partie de la structure de la végétation : les espèces sont liées au chenal ou aux rives et terrasses d'une part, à une granulométrie de surface fine ou à des zones plus grossières d'autre part.

Les espèces annuelles éphémérophytes constituent une synusie ombrique en relation avec les précipitations hivernales et atteignent un maximum de recouvrement au mois de mars. Leur répartition dépend essentiellement d'une granulométrie dominée par des particules fines.

Cette étude met en évidence un emboîtement d'échelles spatiales. Le poids des facteurs expliquant la structure de la communauté végétale peut être différent. À l'emboîtement des échelles spatiales peut correspondre un emboîtement des facteurs mésologiques explicatifs; parmi eux, certains seront pertinents à une échelle donnée et d'autres à plusieurs niveaux.

BONNET, Éric.– ***Hylogénie et partage des ressources chez les Orthoptères acridiens*****. 162 pp, Spécialité : Biologie des populations, Université de Limoges, Soutenue le 11 octobre 1996. Jury : C. CHAISEMARTIN, Président, D. PETIT, Directeur de thèse, J.-P. MOCQUARD et P. RASMONT Rapporteurs, J.-F. VOISIN et A. GUÉGUEN, Examinateurs.**

L'inventaire des Orthoptères du Limousin est présenté. 61 espèces sont recensées à l'heure actuelle (près de 1 000 fiches informatisées), soit 11 espèces nouvelles par rapport aux données de l'atlas préliminaire des Orthoptères de France pour la région. De nombreuses prospections restent à faire pour couvrir de façon satisfaisante le territoire, mais le département de la Corrèze apparaît déjà comme le plus riche en espèces, probablement à cause de la grande variété de milieux que l'on y rencontre.

Une analyse cladistique des *Œdipodinae*, *Acridinae* et *Gomphocerinae* (au sens de HARZ, 1975) ouest-paléarctiques (37 taxons au total) est réalisée sur 34 caractères morphologiques. La séparation *Œdipodinae-Acridinae* vs. *Gomphocerinae* est caractéristique. Le premier groupe est organisé en deux sous-groupes monophylétiques. Il y a d'une part les genres *Locusta, Acrotylus, Œdipoda, Psophus* et *Aiolopus* (i.e. partiellement la tribu *Œdipodini* de HARZ, 1975) et d'autre part les genres *Parapleurus, Mecostethus, Paracinema, Acrida* et *Calephorus* (part. *Vichetini* de Harz). Les genres *Dociostaurus* et *Ramburiella* sont plus affines des *Œdipodinae-Acridinae* que des *Gomphocerinae* où ils sont classés habituellement. Dans les *Gomphocerinae*, le genre *Stenobothrus* est proche du genre *Omocestus* (le genre *Myrmeleotettix* étant inclus dans ce groupe) et ces genres sont bien individualisés. Le genre *Chorthippus* ne semble pas homogène. Des améliorations de la robustesse du cladogramme sont possibles, en augmentant le nombre de genres représentés et aussi le nombre de caractères codés (par exemple concernant les génitalia). Une approche moléculaire serait intéressante, comme cela a déjà été fait pour d'autres insectes (LIU & BECKENBACH, 1992).

La proximité phylogénique des acridiens par rapport au partage des ressources alimentaires et spatiales (humidité et structure de la végétation) est testée par une méthode statistique. L'utilisation de ces ressources est mesurée par un indice de recouvrement entre espèces, calculé en fonction du pourcentage d'utilisation des ressources par chaque espèce. La principale innovation est l'utilisation d'un test statistique (test de randomisation de MANTEL) qui montre un lien positif entre la phylogénie et le régime alimentaire : plus les espèces sont proches du point de vue phylogénique, plus les régimes alimentaires sont similaires, ce qui prouve une influence de la phylogénie sur le choix du régime alimentaire. Le lien entre phylogénie et ressources spatiales ne peut être établi, bien que certaines convergences statistiques tendent à montrer qu'un effet ténu soit envisageable.

Une évolution possible de ce travail serait d'étudier l'influence de la phylogénie sur le partage des ressources au cours d'une saison. Ces éléments doivent avoir des conséquences sur les phénomènes de compétition interspécifique qu'il serait intéressant d'aborder par des manipulations expérimentales par exemple.

Ce travail pionnier pourrait être étendu à d'autres groupes animaux.

PERREIN, Christian.– ***Émile GADECEAU (Nantes 1845 - Neuilly-sur-Seine 1928) : phytoécologue et biohistorien,*** **thèse de doctorat nouveau régime, Paris, 1995, 266 p. Thèse de doctorat de l'École des Hautes Études en Sciences Sociales - Paris, soutenue le 28 novembre 1995 à Nantes. Jury : J. DHOMBRES Président, J.-P. DELÉAGE, P. DUPONT et J. PIGEAUD, Rapporteurs, J. L'HELGOUAC'H, Examinateur.**

Émile GADECEAU est un pionnier de l'écologie végétale, né à Nantes en 1845. Fils d'un épicier, le jeune Émile a très tôt la vocation de botaniste et, dès l'âge de 16 ans, entre en contact avec James LLOYD (1810-1896), auteur d'une remarquable *Flore de*

Source : MNHN

l'Ouest de la France; il devient membre de la Société botanique de France à 27 ans. Exerçant le métier de marchand de vins après quelques années passées dans les Douanes, GADECEAU participe aussi très activement à la vie de plusieurs sociétés savantes locales. À la mort du "maître", GADECEAU a la charge de faire publier la 5e édition de la *Flore de l'Ouest.* Au tournant du siècle, il entre en relation avec Charles FLAHAULT (1852-1935), professeur de botanique à Montpellier, qui introduisit le mot "écologie" dans la littérature scientifique française et dont l'œuvre cartographique fera école à travers le monde. Également passionné de géographie botanique, GADECEAU est l'auteur de deux remarquables mémoires qui lui valent en 1907 le prix de Coincy décerné par la Société botanique de France : *Essai de Géographie botanique sur Belle-lle-en-Mer* (1903) et *Le Lac de Grand-Lieu. Monographie phytogéographique.* Si tous les deux mettent brillamment à l'épreuve la notion alors moderne d' "Association végétale", le second, publié en 1909, peut être considéré comme le chef-d'œuvre du phytoécologue nantais ; il introduit en Europe occidentale les conceptions des botanistes nord-américains sur l'écologie des successions végétales. Nommé correspondant du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, GADECEAU reste un amateur et doit se tourner vers le journalisme horticole et la vulgarisation scientifique. Dans *La Nature,* c'est une remarquable vulgarisation de l'écologie qu'il entreprend avec une série d'articles qu'il appelle ses "esquisses symbiotiques". Malgré son statut de non-professionnel, GADECEAU poursuit cependant des recherches scientifiques orientées vers l'histoire de la végétation. Grâce à la collaboration du géologue et paléobotaniste anglais Clément REID (1853-1916), il est le premier chercheur à s'intéresser en France à la flore subfossile des tourbières du littoral. L'Académie des Sciences de Paris le subventionne pour ses recherches sur ces "forêts submergées" pendant la Première Guerre mondiale; il est alors attaché au Service de l'Herbier du Muséum de Paris. Vétéran des botanistes au 1er Congrès international pour la protection de la nature qui se tient à Paris en 1923, GADECEAU meurt cinq ans plus tard à Neuilly-sur-Seine dans une maison de retraite hébergeant des savants et des artistes sans fortune.

GADECEAU est actuellement un botaniste tout à fait absent de l'historiographie des sciences biologiques. Construite selon un plan chronologique en deux parties - 1°. *Amateur de plantes et marchand de vins ;* 2°. *Phytoécologue et biohistorien* - cette biographie apporte donc des matériaux tout à fait nouveaux et de première importance pour une histoire de l'écologie en France. De plus, en montrant comment la notion de "concurrence vitale" a pu conduire un phytoécologue français à étudier le dynamisme de la végétation, elle alimente le débat plus général qui s'est instauré autour des rapports entre le darwinisme et la naissance de l'écologie scientifique. Pour GADECEAU, étudier les associations végétales, c'était dépasser l'analyse des seuls facteurs abiotiques (climat, relief sous-sol et sol) qui prévalait alors et prendre en compte les facteurs biotiques ; c'était encore, avec les successions végétales surtout, inscrire l'étude de la végétation dans le temps, la durée. Ses recherches sur la flore postglaciaire des tourbières poursuivent cette logique phytohistorique dans son itinéraire intellectuel. À ces échelles de temps, l'histoire de la végétation, c'est aussi l'histoire de l'homme : une histoire de l'artificialisation de la biosphère ou biohistoire suivant une notion défendue par l'auteur. En outre, cette vie d'un savant amateur intéressera sans doute également, *a contrario,* l'historien des institutions et le sociologue.

POUDEVIGNE, Isabelle.– ***Dynamique des paysages de Haute-Normandie (France). Analyse comparée, déterminismes et conséquences environnementales.*** **Thèse de doctorat de l'Université de Rouen, spécialité écologie, soutenue le 22 octobre 1996. 186 p. Jury : P-N FRILEUX, Président, D. SCHOOF, D. SAURI et J. BAUDRY Rapporteurs, J-P. FRUIT, Examinateur, D. ALARD, Directeur de thèse.**

Ce travail vise à l'étude de *l'organisation agro-écologique* des paysages ruraux définie comme l'ensemble des relations entre les habitats naturels, la couverture végétale, l'occupation du sol, et les structures agraires. L'objectif est d'évaluer l'impact des activités agricoles sur les ressources naturelles notamment la *qualité de l'eau* et la *biodiversité.*

La recherche comprend deux aspects. Un premier aspect méthodologique porte sur les relations agriculture-paysage. Cette partie vise à évaluer les changements paysagers et à déterminer l'influence de l'agriculture sur ces changements. Un second aspect, plus fonctionnel, étudie deux types de conséquences des changements paysagers : (i) la dégradation de la qualité de l'eau dans un bassin versant (cas de Brionne); il s'agit ici de définir des types de vulnérabilité de la ressource en eau en liaison avec l'organisation agro-écologique du paysage, et (ii) la perte de biodiversité des phytocénoses prairiales en Vallée de Seine (cas de St. Martin-de-Boscherville); l'objectif est dans un premier temps d'évaluer la biodiversité à l'échelle des communautés et du paysage, puis de la relier aux changements paysagers.

Trois sites ont été étudiés. Le bassin versant de Brionne se situe au sud de Rouen en bordure de Bassin Parisien dans un contexte de polyculture-élevage. Ce site a été comparé avec celui de Kamenka au sud de l'Ukraine qui est un sovkhoze de caractéristiques naturelles et agronomiques comparables. Le site de St. Martin-de-Boscherville à l'ouest de Rouen est situé entre deux grands pôles urbains : Le Havre et Rouen, en Vallée de Seine.

Cette thèse a été réalisée sous forme d'articles regroupés en trois parties.

1. **Dynamique des paysages ruraux**

La première partie traite de l'évaluation des structures et des dynamiques des paysages et met l'accent sur les outils méthodologiques à travers les deux études de cas de Brionne et de St. Martin-de-Boscherville.

Deux types d'outils ont été utilisés pour rendre compte des données du paysage : le carroyage et les analyses multivariées. Le corroyage consiste à surimposer un maillage sur le site. L'ensemble des mailles obtenues sont des micro-paysages, définis par un certain nombre d'attributs. Le traitement des caractéristiques de ces mailles par analyses multivariées permet de définir une typologie des mailles. L'utilisation conjointe de ces techniques aboutit à des cartographies thématiques du site étudié.

L'application de ces méthodes sur les données du paysage de Brionne permet de spatialiser la typologie. On distingue un plateau homogène de grandes cultures, des paysages mixtes voire très hétérogènes sur les pentes de la vallée et une mosaïque de forêts et de pâturages dans le fond de vallée. L'intégration de données de structure du paysage à deux dates (1964-1989) permet d'évaluer les dynamiques du paysage sur 25 ans. La localisation des types de dynamiques par maille met en évidence deux transformations majeures : (i) des changements de

Source : MNHN

structure, principalement dues à l'augmentation de la taille des parcelles, et (ii) des changements d'occupation du sol, principalement le retournement des prairies en labour.

Pour le site de St. Martin la même démarche typologique et cartographique a été complétée par des mesures de l'organisation du paysage (mesures basées sur la théorie de l'information) grâce à l'utilisation d'un système d'information géographique. On mesure une forte corrélation dans ce site entre les patrons d'habitat naturel et les mosaïques d'utilisation le long d'un gradient topographique : un bocage herbager sur alluvions du bord de Seine, des cultures sur les premières pentes colluvionnaires, des parcours de pelouses sur les hautes pentes calcaires, et la forêt en début de plateau. Cette organisation, très nette en 1964, l'est moins en 1989 (baisse de 29 % de l'indice d'organisation). Ceci est dû principalement à l'apparition des cultures dans les zones traditionnellement herbagères (lié à une disparition des linéaires) et l'extension de l'habitation (phénomène de rurbanisation lié à la proximité de Rouen).

La comparaison des deux sites illustre la dualité entre les composantes naturelles et les composantes anthropiques qui modèlent l'organisation du paysage. À Brionne, les gradients naturels sont homogènes et relativement constants ce qui implique une composante naturelle faible. Ainsi, les structures agraires sont les principaux facteurs impliqués dans l'organisation et les changements observés (augmentation de la taille des parcelles ou diminution des prairies par intensification). À St. Martin, les gradients naturels sont forts (pente, sols...), et la composante naturelle crée une certaine inertie au changement qui explique l'abandon de terres dans un contexte d'intensification.

2. Déterminismes des changements paysagers

Cette partie a pour objectif à travers l'étude des sites de Brionne et de Kamenka d'évaluer l'importance et le rôle moteur des structures agraires dans l'organisation et la dynamique du paysage.

Afin d'évaluer les structures d'exploitation du site de Brionne, les données issues d'enquêtes réalisées auprès des 38 exploitants du site ont été analysées. La typologie qui en résulte partage les fermes selon des critères de taille et d'orientation de production. On distingue globalement les fermes spécialisées (soit de petites fermes extensives soit à l'opposé de très grosses fermes intensives) des fermes à plus large spectre de production (polyculture-élevage). Le croisement de ces typologies par maille avec les données sur le paysage permet d'évaluer l'ensemble de l'organisation agro-écologique du paysage de Brionne : les fermes à faible gamme de production (les petites extensives et les très grosses intensives) occupent une faible gamme de milieux, à l'inverse des fermes de plus large gamme de production. D'autre part, on a pu montrer que les plus fortes dynamiques paysagères étaient liées aux fermes à large gamme de production alors que les mailles les plus stables étaient essentiellement des mailles occupées par des fermes spécialisées.

Le site de Kamenka est un sovkhoze dont la structure agraire se résume à une exploitation à gestion planifiée. Une évaluation rapide de la dynamique de ce paysage sur le même laps de temps (1964-1989) que Brionne, révèle en 1964 une situation consécutive à l'ultra-intensification liée à la collectivisation d'après guerre (grandes parcelles uniformes de culture, exploitation de toutes les terres, même celles à forte contraintes). En 25 ans on assiste à un processus de "désintensification" qui se traduit par l'abandon des fonds de vallée à fortes contraintes naturelles (pédologiques notamment) et la construction de haies sur l'ensemble de la plaine céréalière pour faire face à des problèmes croissants d'érosion,

Les deux sites de Kamenka et Brionne ont plusieurs points communs : même surfaces, même proportions de prairies et de culture en blé, même cheptel. La comparaison de ces deux sites révèle avec un décalage dans le temps et des vitesses de dynamiques différentes des directions d'évolution d'organisation du paysage semblables : une simplification des systèmes écologiques et une standardisation des méthodes de production.

3. Conséquences sur les ressources naturelles

a) Dégradation de la qualité de l'eau.– La problématique "eau" a été étudiée dans un contexte pluridisciplinaire sur le site de Brionne. Les termes dans lesquelles s'est posée la problématique sont la qualité des eaux souterraines (notamment vis-à-vis de la pollution en nitrates) et sa dégradation dans le temps. L'objectif était de savoir si on pouvait définir puis localiser les facteurs de vulnérabilité à la pollution, qu'ils soient d'origine agricole ou liés à la structure du bassin versant.

Globalement, le bilan azoté à l'échelle du bassin versant, réalisé grâce aux enquêtes de terrain, permet de dire que la pollution est bien d'origine agricole. Mais en ce qui concerne la localisation sur le paysage, on est vite confronté au problème de relier surface et profondeur du fait du manque de connaissances actuelles sur les phénomènes de transit ou de stockage entre la surface et les eaux souterraines. Ainsi une évaluation des apports en nitrates à la parcelle ne permet d'évaluer qu'un risque potentiel. Pour relier la surface et la nappe, on a recours à des valeurs standardisées d'apport en nitrates, issues de la bibliographie, déterminées sur des micros bassins homogènes.

On a défini pour chaque maille du corroyage une série d'attributs naturels (pente, piézométrie...), du paysage (pour les deux dates 1964 et 1989), ou liés à l'agriculture (apport en N. proportion de culture...). L'analyse en composantes principales (ACP) de ces mailles les ordonne selon un double gradient de vulnérabilité naturel et anthropique. De cette analyse il ressort (i) des mailles plus vulnérables naturellement que d'autres, et (ii) une augmentation de la vulnérabilité sur un certain nombre de mailles le long du gradient anthropique lié aux variables agricoles et paysagères.

Des problèmes de validation restent posés, concernant à la fois l'inertie des phénomènes de transit (10 à 40 ans) et des phénomènes de stockage (compartiments fonctionnels). Deux types de conclusions peuvent être avancés : (i) la forte *augmentation des nitrates* dans les eaux souterraines du bassin (+ % en 20 ans) atteste, avec un décalage dans le temps, d'une forte *dynamique des systèmes agricoles,* et (ii) comparées aux grandes fermes intensives stables, les fermes moyennes en cours d'intensification ont davantage contribué à la dégradation de la ressource.

b) La perte de biodiversité.– La biodiversité a été évaluée en vallée de Seine sur le site de St. Martin pour les communautés herbacées notamment prairiales. Cette évaluation a été réalisée à l'échelle des communautés (Richesse et Diversité) et à l'échelle

Source : MNHN

du paysage (mesure bêta de la diversité inter habitat). Un transect a été sélectionné sur le site de St. Martin de manière à couvrir la totalité du gradient géomorphologique (prairie humide à prairie calcicole) et l'ensemble des habitats possibles de la flore prairiale (lisières, parcelles...).

Une cinquantaine de relevés inspirés de la méthode phytosociologique ont été analysés par AFC. Le résultat distingue des communautés prairiales reparties selon deux gradients : un gradient d'habitat (du sec à l'humide) et un gradient physionomique qui distingue les couverts denses des végétations plus ouvertes et rases. Cinq types de communautés ont été définis. Les différences de richesse et de diversité spécifiques (SHANNON) sont peu significatives entre ces groupements. Par contre, la mesure de diversité bêta (diversité inter habitats estimé a l'aide d'un coefficient de similarité de SORENSEN) révèle que si des habitats voisins géographiquement ont beaucoup d'espèces en commun (ils peuvent échanger des espèces), des habitats éloignés à la fois géographiquement mais aussi écologiquement ont aussi des espèces en commun ce qui signifie que certaines espèces exploitent une large gamme d'habitats.

L'amplitude d'habitat a été évaluée dans le paysage à l'aide de la mesure pour chaque espèce de la dispersion (le long du gradient de l'AFC) des relevés où l'espèce se distribue. Les espèces de niche étroite se distinguent des espèces de niche plus large qui exploitent une large gamme d'habitats. De manière symétrique pour chaque relevé on a mesuré par l'AFC sa diversité écologique qui rend compte de la variabilité des exigences écologiques des espèces. Les prairies calcicoles pour l'essentiel abandonnée et les limites non gérées, à diversité écologique élevée, s'opposent aux prairies humides gérées à diversité écologique faible. À richesse spécifique similaire, les communautés abandonnées sont constituées d'un ensemble d'espèces à optimums écologiques éloignés, au contraire des communautés gérées. Cette mesure de diversité écologique traduit la cohérence des assemblages d'espèces et permet d'évaluer la stabilité des groupements végétaux. Ce type de mesure montre que l'ensemble des pelouses calcicoles du site est particulièrement instable et qu'une espèce exploite non pas une parcelle mais un type d'habitat. Les parcelles ne constituent donc pas le seul habitat possible des espèces végétales.

La problématique de gestion conservatoire de la biodiversité des phytocénoses prairiales nécessite une définition des priorités et des échelles d'intervention. De par nos résultats, les prairies calcicoles représentent des sites prioritaires. L'échelle de gestion est définie comme étant l'unité fonctionnelle qui assure l'ensemble des phénomènes de stockage et de transit des espèces dans le paysage.

Conclusion

L'ensemble de ce travail souligne l'échelle de fonctionnement concernent le cycle de l'azote et les populations végétales. Dans ces deux cas, ce sont des éléments différents du paysage qui assurent des fonctions diverses (stockage, flux...). L'unité fonctionnelle s'appréhende donc à l'échelle du paysage, qu'il s'agisse du bassin versant dans le cas de Brionne ou de la mosaïque d'habitats dans le cas de St. Martin.

Les questions environnementales concernant ces fonctionnements écologiques se posent en termes de conservation des ressources naturelles (qualité de l'eau et biodiversité). La gestion de ces ressources ne peut se faire qu'à l'échelle des unités fonctionnelles definies. Plus largement, il semble que la gestion de l'environnement doive être pensée à cette échelle. La comparaison des cas de Kamenka et Brionne, par exemple, souligne la nécessité d'un minimum de gestion durable, non à l'échelle de la ferme mais de la collectivité.

En référence aux modèles de "diversité spécifique/gradient de productivité" utilisés en écologie des communautés, on a construit sur la base des données d'occupation du sol de nos études de cas, un modèle de diversité structurale du paysage en fonction de l'intensité des activités agricoles humaines (selon un gradient forêt-prairie-culture). La diversité maximale s'observe là aussi en milieu du gradient (équilibre agro-sylvo-pastoral).

HOFRICHTER, Robert.– *Taxonomy, distribution and ecology of clingfishes of the subfamily* Lepadogastrinae (Gobiesocidae, Teleostei). Ph D. Thesis, Department of Zoology, University of Salzburg, Austria, 1995.

In the Eastern Atlantic (including the Mediterranean and the Black Sea) until now 12 gobiesocid species (*Lepadogaster lepadogaster, L. candollei, L. zebrina, Diplecogaster bimaculata, D. ctenocrypta, D. megalops, Apletodon dentatus, A. pellegrini, Gouania wildenowi, Opeatogenys gracilis, O. cadenati* and *Lecanogaster chrysea*) have been known. According to BRIGGS (1955) they belong to the subfamily Lepadogastrinae. *Apletodon incognitus* sp. nov., a species of the Mediterranean and adjacent parts of the Atlantic, hitherto confused with *D. bimaculata* and *A. dentatus*, is described and included in this subfamily. However, recently some aspects of the classification of the family *Gobiesocidae* have been criticized. Therefore, a detailed morphologic-taxonomical study of the mentioned species of the subfamily *Lepadogastrinae* is presented in this thesis as incentive for a prospective revision of the family. A reliable criterion of the subfamily *Lepadogastrinae* is presented. The openings of the head lateral sensory canals were used as taxonomical character which permit a reliable identification. A comparison of some osteological characters is provided. Several morphological and anatomical characters were compared in accordance to their relevance for taxonomy.

Furthermore, distribution maps of the 13 species of the subfamily are brought using the available literature, museum material, own observations and communication with ichthyologists. Important informations about habitats and details regarding the reproduction of the examined species are given.

Various aspects of the ecology of 7 Mediterranean species, like habitat choice, microhabitat preferences, abundance in different depths, feeding, degree of substrate binding, association with sea urchins and some questions of population biology were studied. A comparison of some characteristics of the reproductive biology did not reveal any distinctive differences in the species studied. The spawning period of all species of the subfamily lies between spring and early summer (May to July on the northern hemisphere; and November and December on the southern hemisphere). Eggs are mostly deposited in empty mussel shells, under stones and on seagrass leaves for species living in seagrass meadows. The spawn is guarded exclusively by the males until hatching.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

JABIOL, B., BRETHES, A., PONGE, J.-F., TOUTAIN, F. & BRUN, J.-J.– *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy, 1995, 64 pages.

Derrière un subtil jeu de mots, les formes d'humus se dévoilent au lecteur de manière originale et attractive : dessins, photographies et schémas se succèdent, lui faisant partager leur vie, leur constitution, leur évolution, leur réaction aux facteurs écologiques.

Trois parties constituent l'ouvrage, complétées d'un glossaire et d'un index. La première donne les conditions d'une bonne observation des humus : niveaux d'approche, matériel, variabilité stationnelle ; les acteurs de la transformation des litières, particulièrement les animaux et les champignons du sol, sont ensuite illustrés, avec d'excellents tableaux comparant leurs actions respectives sur l'évolution de la matière organique.

La deuxième partie définit les horizons O et A, base de la typologie. On y apprécie en particulier les conseils donnés aux observateurs sur la variabilité des horizons ou les difficultés de diagnostic. Chaque couche est décrite à différentes échelles, par des vues externes ou internes, de la structure fine par exemple. Si les photographies sont très bonnes, les repères d'éléments précis sur les images sont malheureusement parfois peu ... repérables !

À un niveau d'intégration supérieur, la troisième partie expose les principes de la typologie, résumés dans deux clés de détermination aboutissant à neuf formes d'humus aérés. À nouveau, une abondante iconographie et des schémas très clairs permettent de confirmer le diagnostic, complétés de données écologiques et, ici aussi, de conseils précieux sur la variabilité des formes. Deux pages sont enfin consacrées aux humus hydromorphes, de l'hydromull à la tourbe.

L'humus sous toutes ses formes est voué au succès, tant un guide pratique aussi accessible et clair manquait au pédologue, au naturaliste ou au forestier qui désirait concilier de façon simple et rapide description de terrain et interprétation évolutive de la matière organique du sol. Cet ouvrage de vulgarisation haut-de-gamme, qui respecte le sérieux des acquis scientifiques, devrait contribuer à éliminer certaines barrières psychologiques entourant encore trop souvent la fraction vivante du sol, jugée, à tort ou à raison, si complexe et changeante !

L'évaluation globale très positive de cet ouvrage est toutefois nuancée par quelques réserves : par exemple, le titre très accrocheur l'est un peu trop ! Toutes les formes d'humus ne sont pas passées en revue, mais seulement les forestières (ce qui est d'ailleurs précisé à l'intérieur !), avec une portion trop congrue, vu leur intérêt fonctionnel, attribuée aux humus hydromorphes. Ensuite, la nomenclature des formes d'humus adoptée ici diffère parfois de celle d'ouvrages récents de la pédologie française (p. ex. BONNEAU & SOUCHIER éd., Masson, 1994), avec lesquels une harmonisation est nécessaire. Il serait enfin intéressant de disposer d'un tableau comparatif - s'il est réalisable au vu des conceptions différentes des horizons ! - avec les formes d'humus récemment décrites par des auteurs non français, en particulier canadiens (GREEN *et al.*, Forest Science, 1993) et allemands (SCHLICHTING *et al.*, BLACKWELL, 1995).

Mais ceci ne doit par occulter la réussite de cette brochure ... dont l'accumulation des feuilles fournit un terreau très fertile au scientifique et au praticien !

J.-M. GOBAT

BAILEY, R.G.– *Ecosystem Geography*. Springer - Verlag / New York, 1996, 204 p.

Voilà un livre bref, au titre précis et évocateur, sur un sujet d'une grande complexité. Le texte proprement dit occupe 160 pages. Le reste est consacré à diverses annexes :

- un appendice sur les écorégions des océans de 4 pages,
- un glossaire de 158 termes,
- une bibliographie de 221 références,
- un index thématique et géographique de 14 pages comportant plusieurs centaines d'entrées.

Deux cartes hors texte des écorégions des océans et des continents, en couleur, sous pochette plastique, complètent l'important arsenal iconographique. L'illustration est en effet un des atouts majeurs de cette publication. Les cartes, croquis, schémas, graphiques en noir et blanc, ou parfois rehaussés d'une gamme de bleus plus ou moins chargés de gris et les photographies représentent 121 documents. Le texte est ainsi constamment aéré et conforté par l'image. Les chapitres V sur les macro-échelles et 8 sur les micro-échelles sont particulièrement illustrés avec respectivement 29 et 24 figures. Cette pléthore d'illustrations n'est pas exempte de reproches. De nombreux croquis sont de facture simpliste, de justification discutable et surtout, comble de la négligence, pour un travail de géographe, sans aucune indication d'échelle. Les figures 1.3 et 1.4 de la page 8 sont particulièrement représentatives de ce type de relâchement coupable. La structure verticale d'un écosystème n'est accompagnée d'aucune échelle des distances ou des hauteurs. Les arbres y sont plus petits que les sols et la taille des unités écosystémiques figurées sur le bloc-diagramme reste une énigme ! Il faut avoir recours au texte pour savoir qu'il s'agit "d'une aire relativement petite".

Source : MNHN

Dans un ouvrage où le fil conducteur essentiel concerne les questions d'échelles cette absence flagrante et constante constitue un irritant paradoxe. Un autre reproche concernant l'importante batterie de cartes porte sur les choix discutables des figurés et sur des approximations géographiques. La figure 8.3 de la page 110 sur les paysages de "la zone sèche subtropicale de la région méditerranéenne" combine les deux types d'insuffisances. Les moyennes montagnes et les collines sont affectées d'une couleur bleue plus soutenue que les hautes montagnes. Ce choix brise la logique altitudinale des figurés qui voudrait que le gradient de bleus aille du plus clair pour les plaines au plus foncé pour les hautes montagnes. Outre ce choix non raisonné des couleurs la localisation des montagnes est particulièrement fantaisiste : toute la Corse est figurée comme une plaine. Qu'est devenue la célèbre "montagne dans la mer" ? En Sicile des montagnes centrales sont bordées par de larges plaines occupant allègrement l'emplacement de l'Etna, des Monts de Palerme, des Péloritains et des Monts Madonie. Tout le pourtour méditerranéen est traité avec la même fantaisie. On peut espérer que les exemples nord-américains qui forment l'essentiel de l'illustration sont abordés avec plus de sérieux ! Sinon les services forestiers américains risquent de se trouver aux prises avec de sérieux problèmes d'aménagement ! Reboiser en plaine n'équivaut pas à restaurer des versants à 2 000 m d'altitude !

Le glossaire de 158 termes constitue une heureuse initiative. Il porte sur des termes de sciences du sol, de climatologie, de biogéographie, d'hydrologie et de géomorphologie. Les définitions sont courtes, percutantes, parfois déroutantes. Le sort de climax est réglé en quatre mots-clés "*état relativement stable de la végétation*". Écotone est également défini sans inquiétude épistémologique majeure "*zone de transition entre deux communautés*". Soit ! Plus étonnant est la définition de la forêt, boréale = taïga = tayga, comme "*savane marécageuse à allure de parc, généralement sempervirente avec des arbres nains et des buissons de moins de 5 m de haut*". Ces réserves mises à part il faut reconnaître le caractère louable de cette mise au point qui vise à clarifier les termes et les concepts empruntés à différentes disciplines. À défaut d'être d'accord avec toutes les définitions on sait au moins ce que l'auteur entend lorsqu'il utilise un terme technique ou spécialisé.

Le propos d'ensemble de R.G. BAILEY est clair. En bon géographe[1] il s'efforce de soigneusement distinguer les différentes échelles de découpage possible de l'espace et de les hiérarchiser du mondial au local. Cette systématique des écosystèmes comprend donc une réflexion sur les notions de frontières et de limites sans toutefois apporter de réponses bien tranchées à cet éternel problème des analyses spatiales.

Il propose un inventaire des cinq méthodes possibles pour identifier des unités spatiales : la reconnaissance des formes homogènes, la superposition de cartes, les attributs multivariés sur fond de carroyage, le traitement des images digitalisées ou la prise en compte des facteurs contraignants dominants. Puis l'ouvrage passe en revue les trois grands types d'échelles : la macro, commandée par les différenciations macroclimatiques, la méso, reliée aux gradients topographiques, la micro, dominée par les données édaphiques et topoclimatiques. Le propos est simple. La démarche claire est vigoureusement exprimée. Ces distinctions de trois niveaux scalaires affinées par quelques subdivisions permettent de dégrossir la question des unités spatiales et des échelles. La synthèse proposée s'appuie sur une foule considérable de travaux essentiellement anglo-saxons. La copieuse bibliographie en fin d'ouvrage est particulièrement représentative de la superbe ignorance des travaux européens qui ont droit à la portion congrue. Parmi les Français, seul Henri GAUSSEN et sa "*Théorie et classification des climats et microclimats*" sont mentionnés. Jean TRICART a droit à deux citations pour des publications traduites en anglais : "*Introduction à la géomorphologie climatique*" et "*Ecogéographie et aménagement rural*". Un deuxième titre en français est attribué aux Belges DELVAUX et GALOUX. C'est tout et c'est bien peu ! Les Allemands sont à peine mieux lotis avec six références (KÖPPEN, LESER, PASSARGE, SCHMITHÜSEN, SCHOTT & WALTER). Les Italiens tout comme les Français et les Belges n'ont droit qu'à une référence dans leur langue (BIASUTTI). Ce déséquilibre, s'il est classique de la part des auteurs américains, tout comme l'est l'écrasante majorité de figures et d'exemples empruntés à l'Amérique du Nord en général et aux États-Unis en particulier, irrite quelque peu. La coupure entre la recherche anglo-saxonne et la science européenne est une réalité qui a la vie dure. Voir la recherche européenne cantonnée à 5 % des références bibliographiques a de quoi surprendre. Le nouveau Monde ignore les travaux de l'Ancien Monde !

Cet accès d'humeur ne doit pas cependant masquer les qualités de clarté et de lisibilité de cet ouvrage commode, bien structuré, aisé à lire. Écrit sans états d'âmes excessifs, il fait le point de l'état d'avancement actuel des réflexions et des travaux sur les liaisons écologie-géographie d'un des plus grands services forestiers du monde.

L'aménageur a besoin d'idées claires, de recettes faciles à mettre en œuvre. Ce bref manuel remplit parfaitement ce rôle. Il laissera le chercheur scientifique sur sa faim, surtout l'historien et le chercheur en sciences sociales qui regrettera que si la dimension des seuils écologiques est minutieusement exploitée elle n'est pas hélas complétée par une réflexion sur leur articulation avec les frontières politiques, administratives et culturelles.

P. ARNOULD

---

[1] Robert G. BAILEY, l'auteur, est né en 1939. Géographe physicien il travaille actuellement au quartier général du Service Forestier du Département de l'Agriculture des États-Unis, installé à Fort Collins, dans l'état du Colorado, au nord de Denver, près du parc national des Montagnes Rocheuses. Il y est actuellement responsable du programme d'aménagement des forêts nationales. Auparavant il a effectué ses études en Californie, à Los Angeles où il a obtenu son ph D, en 1971. Il travaille depuis 1978 à Fort Collins, à la station de recherche des Montagnes Rocheuses après avoir étoffé son bagage par des postes successifs à la Forêt de San Dimas près de Los Angeles, à Ogden dans l'Utah, à l'office régional intermontagnard, au lac Tahoe, en Californie, à la forêt nationale de Teton dans le Wyoming et à Washington, à l'agence d'aménagement des écosystèmes. Depuis plus de 20 ans l'essentiel de ses travaux et de ses publications est consacré à la description, l'analyse et la délimitation des écosystèmes de l'échelon local à l'échelle mondiale. Ecosystem Geography est la synthèse de plus d'un quart de siècle de travaux consacrés aux forêts, à l'aménagement et à la cartographie des unités naturelles.

Source : MNHN

NOVOTNY, V. & SOMLYODY. (Ed.) 1995.– ***Remediation and Management of Degradad River Basins, with emphasis on Central and Eastern Europe*****. NATO ASI Series. Environment vol. 3 : 529 p. Springer.**

Cet ouvrage expose les travaux d'un séminaire de recherche de l'OTAN tenu en juin 1994 à l'international Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Laxenburg, Autriche. L'objectif était d'analyser les bases sur lesquelles appliquer aux pays d'Europe centrale et orientale l'expérience acquise dans les pays occidentaux en matière de restauration et de gestion de la qualité de l'eau.

Le premier des quinze chapitres (par NOVOTNY & SOMLYODY) donne une bonne idée de la situation présente. Il nous rappelle que la plupart des pays d'Europe centrale et orientale connaissent une forte dégradation de la qualité de leurs eaux. Les problèmes ne sont certes pas fondamentalement différents de ceux qu'ont connu les pays occidentaux il y a une trentaine d'années, mais ils se présentent dans un contexte radicalement distinct,- celui d'une révolution institutionnelle et économique sans précédent. Ainsi que le soulignent les auteurs, la compétence professionnelle existe, de même que la possibilité de tirer certaines leçons d'expériences heureuses ou moins heureuses.

La lecture des autres chapitres apprend sans doute beaucoup sur la gestion des eaux continentales aux États-Unis d'Amérique, mais rien sur ce qui est fait ou a été fait en Europe occidentale et (aussi) en Europe centrale et orientale. Ce parti pris d'application du modèle américain, même s'il s'appuie sur des textes souvent de valeur, me parait peu justifié.

Deux chapitres font preuve cependant de plus de réalisme : celui de GRAU (République Tchèque) sur la nécessité de développer des technologies peu coûteuses, ou celui de HENZE (Danemark) et ODEGAARD (Norvège) sur l'intérêt d'adopter une stratégie par étapes pour le traitement des eaux.

Dans l'ensemble, l'impression extrêmement sombre laissée par cet ouvrage est sans doute exacte. D'un côté la situation qui nous est décrite est grave, avec une dégradation de la qualité des eaux qui constitue une véritable menace pour la santé publique en Russie, en Silésie et ailleurs. D'un autre côté, le marasme économique est tel qu'on ne voit ni quand ni comment il pourrait être possible d'atteindre les normes en vigueur dans les pays occidentaux. C'est dire l'extravagance de l'idée selon laquelle des exemples de ce qui a été fait à l'Ouest il y a quelques décennies pourraient servir de modèle pour améliorer la qualité actuelle des eaux dans les pays du centre et de l'est de l'Europe. Dans ces conditions, quels enseignements tirer de cet ouvrage ?

Premièrement, il faut abandonner l'idée qu'un modèle unique, a fortiori américain, appliqué aux pays d'Europe centrale et orientale. Il suffit de reprendre les travaux publiés par la Société internationale de Limnologie pour réaliser que la recherche en ce domaine existait à l'Est avant la chute du mur de Berlin, ce que parait ignorer cet ouvrage si on en juge par l'affirmation : "*When one considers the tact that post-socialist research on CEE [Central and Eastern Europe] water quality is at most five years old, there bas been a remarkable amount of work done on the topic*" (p. 490).

Deux autres enseignements paraissent devoir être évoqués. Le premier est que, tout en ayant connaissance des expériences vécues ailleurs, je veux dire de toutes les expériences, chaque pays d'Europe centrale et orientale a à définir ses propres stratégies de restauration et de gestion de la qualité des eaux. Chacun de ces pays est en effet le mieux qualifié pour décider des mesures à organiser, en fonction de ses propres spécificités économiques, politiques, hydrologiques... Le deuxième enseignement, qui dépasse en importance tous les autres, est celui de l'éducation. La qualité de l'eau comme celle de l'air ou du sol est avant tout affaire d'opinion publique ; rien n'est possible sans une véritable formation ni sans une information honnête. Il reste en ce domaine beaucoup à faire, à l'Est comme à l'Ouest !

Au total, cet ouvrage me paraît faire la part trop belle au modèle américain en matière de restauration et de gestion de l'eau. Les pays d'Europe centrale et orientale ont eux-mêmes à imaginer leurs propres solutions. L'aide dont ils ont besoin suppose de la part des pays de l'Ouest : une meilleure coordination, une adéquation aux urgences, la définition d'une stratégie d'ensemble et, surtout, un passage aux actions concrètes. Dommage que cet ouvrage n'ait pas considéré prioritairement ces aspects.

H. DÉCAMPS

WAGNER, W.L. & FUNK, V.A. (coords.).– ***Hawaiian biogeography. Evolution on a hot spot archipelago.*** **Smithsonian Institution Press, 467 p. 1995.**

Comme de nombreux systèmes insulaires, les Îles Hawaii constituent un territoire privilégié pour étudier les phénomènes évolutifs liés à l'isolement. De plus, le grand éloignement de cet archipel situé à 3 500 km des côtes, son altitude importante (culminant à 4 200 m) et son histoire géologique contrastée en font un site-atelier particulièrement intéressant, car les patrons biogéographiques s'avèrent bien marqués, en raison également d'un endémisme très élevé.

Le but de cet ouvrage consiste à analyser les processus de mise en place et de spéciation de divers groupes taxonomiques, grâce à la méthodologie phylogénétique, et notamment l'utilisation généralisée de la cladistique. L'ouvrage se décompose en 17 chapitres, dont trois introductifs (une remarquable introduction de S. CARIQUIST, un paragraphe résumant la géologie de l'archipel et une courte synthèse sur la méthode cladistique). La composante faunistique est traitée à travers 6 chapitres relatifs aux criquets (SHAW), aux hétéroptères (ASQUITH), aux araignées (GILLESPIE & CROOM), aux oiseaux (TARR & FLEISCHER), et bien entendu aux drosophiles (KANESHIRO *et al.* ; DESALLE), témoins d'un des plus extraordinaires phénomènes de spéciation connu (environ 1 000 espèces). La phylogénie, la biogéographie et les modalités de radiation adaptative chez les végétaux font l'objet de 7 chapitres : genres paléoendémiques (FUNK & WAGNER), *Asteraceae* (LOWREY ; BALDWIN & ROBICHAUD), *Campanulaceae* (GIVNISH *et al.* ; LAMMERS) et *Goodeniaceae* (PATTERSON). FUNK & WAGNER dressent enfin la synthèse des diverses approches en comparant les multiples cladogrammes obtenus.

Bien que ce volume soit la synthèse des communications présentées lors d'un symposium, il faut tout d'abord souligner la grande homogénéité de la démarche méthodologique et des approches effectuées, ce qui facilite les comparaisons des patrons entre les groupes taxonomiques et permet de dresser un schéma biogéographique cohérent pour la mise en place et l'évolution des peuplements hawaiiens.

Source : MNHN

Les résultats de la plupart des contributions révèlent en premier lieu l'importance de l'histoire géologique de l'archipel dans la structuration des taxons. Le patron le plus fréquemment trouvé parmi les lignées étudiées consiste en la dispersion des taxons depuis les plus vieilles îles jusqu'aux plus récentes ("progression rule"). Les processus radiatifs ont également joué un grand rôle dans la diversification des espèces au sein de l'archipel hawaiien, comme cela est souvent de mise sur les îles océaniques. Par rapport à ce qui était communément admis il y a peu, les diverses approches développées soulignent la nature généralement rapide des processus de spéciation, notamment la radiation adaptative illustrée chez de nombreux genres (en premier lieu les drosophiles, mais aussi chez les végétaux des genres *Geranium, Tetramolopium* et *Clermontia*). L'importance des dispersions à longue distance dans la colonisation des îles océaniques est capitale, en structurant les peuplements de façon différentielle suivant l'éloignement, la taille des îles et les agents disséminateurs considérés. il est probable qu'un parallèle avec les méthodes de la biogéographie insulaire eût affiné l'explication de la mise en place des faunes et flores à Hawaii. Les conclusions des études cladistiques appliquées à certains genres hawaiiens (*Tetramolopium, Cyanea*) battent également en brèche le lien souvent avancé entre le caractère ligneux de l'appareil végétatif d'une espèce et son ancienneté, au sein d'un genre à dominance d'herbacées. Sur les îles océaniques, l'évolution de la lignosité des végétaux s'accompagne souvent de la réduction des capacités de dispersion, comme l'ont montré les travaux classiques de CARLQUIST (1966). Mais ce dernier patron s'observe aussi sur les îles continentales sur des pas de temps très courts, de l'ordre d'une décennie, ainsi que l'ont récemment démontré CODY & MAC C. OVERTON (1996) en Colombie britannique.

L'ensemble des résultats combat l'hypothèse du caractère relictuel des espèces des îles océaniques et met en exergue la rapidité des processus évolutifs au sein de ces systèmes jamais connectés au continent. Cependant, quoiqu'en dise CARLQUIST en introduction, l'ensemble macaronésien peut être considéré, au moins en partie, comme un refuge de la flore mésomégatherme mésophile (QUÉZEL, 1995) développée en Europe au Tertiaire, et de nombreux taxons actuels de la laurisylve (*Laurus, Myrica, Ocotea, Persea, Pleiomeris*...) sont connus à l'état fossile dans maints gisements européens datant du Mio-Pliocène.

Globalement la magnitude des impacts anthropiques passés n'est pas prise en compte et discutée bien que la généralisation des destructurations à basse altitude ait engendré de profonds bouleversements et disparitions floristiques. Les conclusions déduites des phylogénies s'avèrent donc partiellement faussées par l'absence de considérations d'ordre paléoécologique. De plus, les conséquences génétiques (hybridation, introgression) de la présence des taxons allochtones anthropochores mériteraient d'être analysées car les barrières de stérilité interspécifiques sont généralement peu efficaces chez les endémiques d'origine récente. Il faut en outre regretter qu'un groupe comme les mollusques terrestres, pourtant bien connu suite aux travaux de SOLEM (e.g. SOLEM, 1984), et qui comprend 98 % d'endémiques dans l'archipel, n'a pas été traité suivant la même optique cladistique.

En dépit de ces quelques lacunes, cet ouvrage constitue un jalon imposant dans la compréhension de l'évolution des espèces au sein d'îles océaniques et une telle démarche globale pourrait être appliquée avec intérêt à des systèmes insulaires assez semblables, tels les Galapagos ou les îles macaronésiennes.

F. MEDAIL

LACAZE, J.C.– *L'Eutrophisation des eaux marines et continentales*. Ellipses/éditions Marketing S.A., Paris, 1996.

J.C. LACAZE nous propose un ouvrage de 191 pages, abondamment illustré, dense, en raison, notamment, de la police de caractères choisie, vraiment petite, intitulé "*L'Eutrophisation des eaux marines et continentales*". M. LACAZE est un spécialiste reconnu de ces phénomènes d'eutrophisation.

On nous dit, page 4 de la couverture que cet ouvrage est "le premier en langue française à faire le point en ce domaine". En fait, il reprend un certain nombre de synthèses récentes, parues tant en France qu'à l'étranger, sur différents aspects de l'eutrophisation. Sans prétendre être une "synthèse des synthèses", c'est un recollement général des connaissances les plus récentes que l'on doit saluer comme il le mérite.

La bibliographie est copieuse (11 pages, 122 références), internationale, pertinente. Peu de titres manquent d'ouvrages de synthèse, de monographies exhaustives, de recueils d'Actes de Congrès hautement significatifs, susceptibles d'apporter des compléments indispensables.

Comme toujours en de telles circonstances, l'ouvrage présente quelques lacunes. Il est certain que des spécialistes des problèmes traités dans tel ou tel chapitre pourront être chagrinés par leur contenu. C'est, par exemple, le cas de l'auteur de cette analyse, pour ce qui est dit page 126 au sujet de la Biocénose des Algues photophiles. Si certaines espèces (et vicariantes) infralittorales du genre *Cystoseira* sont de remarquables marqueurs de la pureté des eaux marines (leur disparition graduelle est bien corrélée avec la charge polluante des émissaires domestiques), ce n'est pas le cas pour toutes. Quant à l'appétence des herbivores marins à leur égard comme cause de la raréfaction des "forêts de Cystoseires", cela demande, à mon sens, de nouvelles investigations. C'est, dans un autre ordre d'idées, ce qui est écrit page 58 (Formation d'agrégats muqueux) : "La présence ... d'accumulations massives de mucus ... est connue depuis des décennies". Il s'agirait plutôt de siècles. Les "mare sporche" de l'Adriatique ont été décrites depuis, au moins, 1550! J'ai parlé de l'abondance des illustrations. J'ajouterai que leur choix est judicieux. Néanmoins, il apparaît que le mode de reproduction, selon toute vraisemblance pour la plupart d'entre elle direct à partir des ouvrages d'où elles sont citées, a pour conséquence fâcheuse de les rendre parfois peu lisibles, voire illisibles. C'est le cas, par exemple, de la figure 5-6, page 77.

Au-delà de ces remarques, on est en droit de considérer que l'ouvrage de M. LACAZE mérite d'appartenir à nos bibliothèques de laboratoire ou personnelle, où nous aurons souvent l'occasion de l'y rechercher.

G. BELLAN

Source : MNHN

BEAUGELIN-SEILLER, Karine.– ***Caractérisation de mousses dulçaquicoles comme indicateurs de contamination radioactive*****. Soutenue en 1995, Laboratoire de Radioécologie, SCK.CEN, Boeretang, 200, B-2400 Mol.**

Lorsqu'elles sont rejetées dans le respect des normes légales, les quantités relativement faibles de radionucléides présents dans les effluents liquides des installations nucléaires ne permettent généralement pas leur mesure directe après dilution dans le vecteur aquatique, leurs concentrations étant souvent inférieures aux seuils de détection. Le recours à des "indicateurs" qui concentrent de façon appréciable les radiopolluants à partir de l'eau apparaît dès lors comme la meilleure alternative pour suivre et contrôler l'évolution des rejets et des niveaux de contamination dans le milieu récepteur. Une capacité de concentration élevée n'est cependant pas le seul critère à retenir pour le choix de bons "indicateurs" ; d'autres caractéristiques entrent également en ligne de compte comme : une réponse rapide à la contamination, leur facilité de récolte, leur abondance et leur répartition adéquate dans la zone à surveiller, la pérennité de leur présence dans le temps et l'espace (KIRCHMANN & LAMBINON, 1973). Du fait de leur abondance et de leur ubiquité, les bryophytes aquatiques, végétaux fixés, pérennes, d'identification facile et de prélèvement aisé, apparaissent comme un matériel privilégié en tant qu'indicateurs biologiques. Ils sont déjà par ailleurs largement utilisés comme bioindicateurs de pollutions aquatiques par les organochlorés et surtout les métaux lourds.

Afin de pouvoir interpréter le "message radioactif" contenu dans les bioindicateurs en termes d'exposition à des vagues successives de rejet d'effluents et dans le but pouvoir estimer, *a posteriori*, ces rejets, il est indispensable de quantifier les paramètres cinétiques et thermodynamiques qui gouvernent leur niveau de contamination. Cela implique de définir les paramètres d'accumulation et de détoxication propres aux bioindicateurs choisis, ainsi que leur sensibilité aux variations des conditions du milieu.

L'ambition de ce travail était de produire cette information pour des bryophytes d'eau douce, par une approche de laboratoire combinée à de l'expérimentation *in situ*. Différents scénarios furent utilisés (contaminations unique ou continue en milieu non renouvelé, apports chroniques en milieu ouvert simulant des séquences de rejets) afin de définir l'espèce la plus apte au rôle de bioindicateur et l'influence de paramètres climatiques essentiels (température, lumière, saison et possibilité d'émersion en périodes de d'étiage) sur le comportement des bryophytes sélectionnés. Les résultats générés en condition contrôlée furent testés en situation réelle sur le Rhône et la Loire, en aval des centrales du Bugey et de Dampierre. Enfin, les données, tant expérimentales que de terrain, furent confrontées à la modélisation.

Le nombre d'expériences réalisées en 30 mois et discutées dans cette thèse est impressionnant. Toutefois, l'optique de "screening" qui semble avoir guidé ce travail ne sert pas la fiabilité des résultats. La variabilité des mesures est généralement importante, pouvant parfois conduire à des conclusions contradictoires : par exemple, il est difficile de comprendre que l'intensité de l'éclairement (obscurité ou luminosité caractéristique d'une journée d'été) durant une période d'acclimatation à 18 °C n'a pas d'effet sur l'accumulation du ^{60}Co par des bryophytes maintenus dans ces conditions durant 45 J par rapport à l'accumulation par ces plantes fraîchement récoltées, alors que l'essai précédent, pour une même durée, une même température et des conditions d'éclairement intermédiaire montrait une différence statistiquement significative entre le témoin fraîchement récolté et les mousses acclimatées dans ces conditions (p. 111).

L'estimation des coefficients de transfert est rendue malaisée par les faibles niveaux de radioactivité mesurés dans l'eau après quelques jours et aux importantes incertitudes de mesures associées. Le bilan de la radioactivité dans les compartiments eau et mousse ne représente qu'une fraction de la contamination introduite ; l'existence d'un troisième compartiment est certaine mais aucun test (simulation sans bryophyte) ne permet d'en caractériser les paramètres. L'absence de répétition des expériences combinée à l'importante variabilité du matériel biologique limite la portée des conclusions des analyses statistiques et des modèles métaboliques de contamination et de décorporation. Ces limitations conduisent à des estimations de paramètres, tel le facteur de concentration théorique (p 166 et sv.), dont les fourchettes, notamment pour l'^{110m}Ag et l'^{131}I, sont fort larges pour des essais en conditions contrôlées menées par un même expérimentateur (*cf.* tableau).

Valeurs estimées des facteurs de concentration théoriques des cinq radionucléides étudiés par *Platyhypnidium riparioides* sous différents scénarios de contamination.

Contamination	^{54}Mn	^{60}Co	^{110m}Ag	^{131}I	^{137}Cs
Continue	3645	1497	274	104	1984
24h / 48h	14019	1761	16938	n.d.	1559
6h / 48h	8060	7129	5364	3147	7344

Les essais *in situ* mettent en évidence une connaissance des mécanismes de contamination des bryophytes d'eau douce qui est encore loin d'être complète. Ils confirment également le rôle essentiel joué par les matières en suspension en tant que compartiment du vecteur aquatique.

En conclusion, l'ambition de ce travail était trop large pour être mené à bien par une personne en quelques dizaines de mois. Il offre toutefois au lecteur une excellente synthèse bibliographique des connaissances acquises à ce jour sur les bryophytes d'eau douce en tant que bioindicateurs de contamination radioactive. Malgré l'impression de survol qu'elles laissent, les expériences de laboratoire ont abordé le problème de façon méthodique et systématique ; un effort d'analyse des résultats reste toutefois à accomplir. Enfin, la démarche utilisée, combinant expérimentations en condition contrôlée, essais *in situ* et modélisation, avec un retour d'analyse à chaque étape ("feed back"), mérite d'être soulignée : malgré la synergie créée par l'utilisation conjointe de ces différentes approches, encore trop peu de travaux les intègre aussi étroitement.

C. VANDECASTEELE

Source : MNHN

ECOLOGIE REMERCIE LES COLLEGUES QUI ONT AIMABLEMENT COLLABORÉ À LA PUBLICATION DU TOME 27

L. ABBADIE (ENS, Paris), D. ALARD (Université de Rouen), C. AMBLARD (Université Blaise Pascal, Aubière), B. AMMANN (Systematische-Geobotanische Institut, Berne, Suisse), C. AMOROS (Université Lyon I), J. ASTA (Université Joseph Fourier, Grenoble), M. BARBERO (Université de Provence, Marseille), Y. BAUVET (Université Lyon I), J. BEGUINOT (Le Creusot), J. BLONDEL (CEFE, Montpellier), P. BOET (CEMAGREF, Paris), M. BOURNERIAS (Asnières), G. BOUXIN (Erpent, Belgique), E. BRANQUART (Faculté des Sciences de Gembloux, Belgique), J. BROYER (ONC, Lyon), F. ROZE (Université de Rennes I), Y. CAMBEFORT (MNHN, Paris), J. CAPBLANCQ (Université Paul Sabatier, Toulouse), P. COQUILLARD (Faculté de Pharmacie, Clermont-Fd), F.H. DAWSON (Freshwater Biological Association, Dorset, England), C. DELSERT (Université Montpellier II), S. DERUELLE (Université Paris VI), B. ELKAIM (Université Paris VI), C. ERARD (MNHN, Paris), M. FOLLIERI (Università "La Sapienza", Roma), J. FOSSATI (Université Nancy I), A. FOURNIER (ORSTOM, Burkina Faso) , J. GARNIER (Université Paris VI), J. GARRIC (CEMAGREF, Lyon), J. GUEUGNOT (Faculté de Pharmacie, Clermont-Fd), J. HAURY (ENSA, Rennes), H. KOPECKA (Institut Pasteur, Paris), W.J. LANGSTON (Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, England), J. LOWE (Royal Holloway & Bedford New College, Surrey, England), J.E. MATEUS (Museu, Laboratório e Jardim Botanico, Lisboa, Portugal), J. MERSCH (Université de Metz), L. PASSAMA (ENSA, Montpellier), M-C. PELTRE (Université de Metz), P. TESTARD (Université Paris VI), D. THOEN (Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Arlon, Belgique), M. TREMOLIERE (Faculté de Pharmacie, Strasbourg), M. ROMEO (Faculté de Médecine, Nice), C. ROUX (Université de Provence, Marseille), C. VAN HALUWYN (Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques, Lille), J. WILSON (Environmental Sciences Unit, Dublin, Ireland), M. ZEPHORIS (Météo France, Trappes).

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

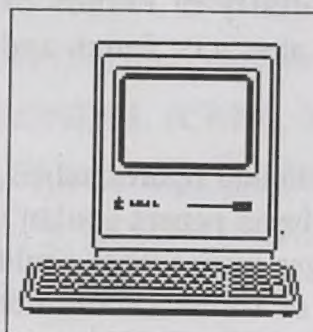
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1997 à Écologie Vol. 28 (1) au Vol. 28 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33 01 60 47 92 12
Télécopie : 33 01 60 46 39 14
33 01 60 46 57 19
Courrier électronique : ecologie@worldnet.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Imprimerie Louis-Jean

Dépôt légal n° 355 - Avril 1997

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

SOMMAIRE

ÉCOLOGIE

— TOME 28 - N° 1 —

Mars 1997

MILHAU, B., DEKENS, N. & WOUTERS, K.– Évaluation de l'utilisation des ostracodes comme bio-indicateurs potentiels de pollution : application aux eaux de la Slack (Boulonnais, France) **3**

FOURNIER, A. & NIGNAN, S.– Quand les annuelles bloquent la succession postculturale... Expérimentation sur *Andropogon gayanus* en savane soudanienne (Bondoukuy, Burkina Faso) **13**

BERNIER, N.– Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines. Le cas de la forêt de Macot-La-Plagne (Savoie) **23**

BARDAT, J., BENSETTITI, F. & HINDERMEYER X.– Approche méthodologique de l'évaluation d'espaces naturels - exemple de l'application de la Directive Habitats en France .. **45**

BOURNÉRIAS, M., SAJALOLI, B., SIMON, L., GRÉGOIRE, F., ARNOULD, P. & WICHEREK, S.– 25 ans d'études mésologiques dans une vallée tourbeuse : l'exemple des marais de Cessières-Montbavin (Aisne, France) : de la connaissance à la gestion **61**

TRIBUNE – ANDRÉ, J.– La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes **85**

RÉSUMÉS DE THESES **91**

ANALYSES D'OUVRAGES **97**

CONTENTS

MILHAU, B., DEKENS, N. & WOUTERS, K.– Assessing the use of ostracods as potential bio-indicators of pollution. Application on the Slack river (Boulonnais, France) **3**

FOURNIER, A. & NIGNAN, S.– When annual herbs interrupt old field succession... Experimentation on *Andropogon gayanus* in Sudanese savanna **13**

BERNIER, N.– Humus biological organization and alpine spruce forest dynamics. The example of Macot-La-Plagne forest (Savoie, France) **23**

BARDAT, J., BENSETTITI, F. & HINDERMEYER X.– Methodogical approach towards an assessment of naturals areas - Example of the application of the Habitat Directive in France **45**

BOURNÉRIAS, M., SAJALOLI, B., SIMON, L., GRÉGOIRE, F., ARNOULD, P. & WICHEREK, S.– 25 years of mesological studies in a valley peat swamp: the example of Cessières-Montbavin (Aisne, France) **61**

FORUM – ANDRÉ, J.– Protection of forest ecosytems, from structurant species to heterotrophic process **85**

THESIS REVIEW **91**

BOOKS REVIEWS **97**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, PASCAL et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN